

Theorie der Schneckenmechanik

qualitative und quantitative Analyse

Doctoral Thesis**Author(s):**

Zwislocki-Mościcki, Józef

Publication date:

1948

Permanent link:

<https://doi.org/10.3929/ethz-a-000088894>

Rights / license:

[In Copyright - Non-Commercial Use Permitted](#)

THEORIE DER SCHNECKENMECHANIK

QUALITATIVE UND QUANTITATIVE
ANALYSE

VON DER EIDG. TECHNISCHEN HOCHSCHULE IN ZÜRICH
ZUR ERLANGUNG DER
WÜRDE EINES DOKTORS DER TECHNISCHEN WISSENSCHAFTEN
GENEHMIGTE PROMOTIONSARBEIT

VORGELEGT VON
JÓZEF ZWISŁOCKI-MOŚCICKI
AUS WARSZAWA

REFERENT: HERR PROF. E. BAUMANN
KORREFERENT: HERR P. D. W. FURRER

BUCHDRUCKEREI GASSMANN A.G., SOLOTHURN 1948

Leer - Vide - Empty

INHALTSVERZEICHNIS

Einleitung	7
I. Kapitel	
<i>Kurzer Überblick über die Anatomie der menschlichen Schnecke</i>	8
1. Allgemeines	8
2. Abmessungen der Schnecke	10
3. Mechanische Eigenschaften der Basilarmembran	14
II. Kapitel	
<i>Dynamische Grundgleichungen der Schnecke</i>	15
1. Problemstellung	15
2. Ableitung der Schneckendifferentialgleichung	17
3. Die Impedanz des Ductus cochlearis	19
4. Spezielle Differentialgleichung der Ohrschnecke	26
III. Kapitel	
<i>Besprechung der wichtigsten Hörtheorien</i>	28
1. Allgemeines	28
2. Die Resonanztheorie	28
3. Die Schallbildertheorie	31
4. Die Gleichrichter-Resonanztheorie von O. F. Ranke	32
IV. Kapitel	
<i>Schwingungsvorgänge in der Ohrschnecke</i>	34
1. Allgemeine Betrachtung über die Auswirkung der Impedanz des Ductus cochlearis	34
2. Schwingungsform der Basilarmembran bei Vernachlässigung der Reibung	39
3. Einfluss der Flüssigkeitsreibung	43
4. Einfluss der Membrandämpfung	47
5. Wirkung von Klängen und Geräuschen	50
6. Die Geschwindigkeit der Wellenfortpflanzung und die Eingangsimpedanz	53
7. Gleichrichtereffekte	57
V. Kapitel	
<i>Vergleich der Theorie mit den Experimenten</i>	61
1. Übereinstimmung der Theorie mit den Experimenten von G. v. Békésy	61
2. Eigene Versuche	64
3. Vergleich der Theorie mit den subjektiven Versuchen	68
VI. Kapitel	
<i>Rückschlüsse auf die Reizung der Sinneszellen</i>	69
<i>Zusammenfassung</i>	71

Leer - Vide - Empty

VORWORT

Die vorliegende Arbeit entstand im elektro-akustischen Laboratorium der Universitätsklinik für Ohren-, Nasen und Halskrankheiten, Basel. Die erste Anregung verdanke ich Herrn Prof. E. Lüscher, der mich durch sein Zweifel an der Richtigkeit der bestehenden „Hörtheorien“ dazu veranlaßte, die mechanischen Verhältnisse der Ohrschnecke genauer zu analysieren. Herr Prof. Lüscher hat mich bei Durchführung dieser Arbeit tatkräftig unterstützt und mir zahlreiche Ratschläge und Hinweise erteilt, wofür ich ihm an dieser Stelle meinen tiefgefühlten Dank ausspreche.

Die mathematischen Ableitungen habe ich in Fühlungnahme mit Herrn Prof. E. Baumann durchgeführt und ich danke ihm aufrichtigst für seine Ratschläge und seine Hilfsbereitschaft. Herrn P. D. W. Furrer möchte ich für seine Anregungen danken, die zur Vervollständigung dieser Arbeit beigetragen haben. Herrn Prof. E. Ludwig möchte ich meinen besten Dank aussprechen dafür, dass er mir die Gelegenheit gab, in seinem Institut die Anfertigung eines Wachsplattenmodells der Schnecke vorzunehmen, wobei er mir die notwendigen Unterweisungen erteilte. Weiterhin bin ich Herrn Prof. H. Zickendraht zu Dank verpflichtet für sein wohlwollendes Entgegenkommen bei der Montage der Versuchsapparatur und für das stete Interesse, das er mir gegenüber bezeugt hat. Herrn Prof. M. Fierz schulde ich meinen aufrichtigsten Dank für die Bereitwilligkeit, die er mir gegenüber bei der Diskussion gewisser Fragen der theoretischen Hydrodynamik bezeugt hat.

Besonderen Dank möchte ich Herrn Prof. F. Tank aussprechen für die weitgehende Unterstützung im Rahmen der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich.

Herrn Dr. W. Musfeld danke ich bestens für die sprachliche Ausbesserung dieser Arbeit und für das Entgegenkommen beim Zusammenbau der optischen Vorrichtungen.

An dieser Stelle möchte ich auch meiner Frau danken, welche den größten Teil des Wachsplattenmodells der Schnecke ausführte und bei der Niederschrift tüchtig half.

Basel, 1947.

Der Verfasser.

Leer - Vide - Empty

EINLEITUNG

Die Geschehnisse der umgebenden Welt kommen durch die Vermittlung der Sinnesorgane zu unserem Bewußtsein, welche mit Ausnahme des Geruchsinnes die physikalischen Erscheinungen der Außenwelt in physiologische Vorgänge umwandeln. Dementsprechend bestehen sie aus drei Teilen. Der erste nimmt als Aufnahmeapparat die physikalischen Vorgänge auf, der zweite wirkt als Umsetzungsapparat, in welchem die physikalischen Wirkungen in physiologische Erregungen umgesetzt werden, und der dritte stellt den eigentlichen Empfänger dar. Dieser Aufbau tritt besonders beim Auge und beim Ohr hervor.

Die Funktionsweise des Auges ist bereits weitgehend klargelegt. Beim Ohr sind unsere Kenntnisse noch recht lückenhaft. Zwar wissen wir von den Leistungen dieses Organes, jedoch fehlen wesentliche Kenntnisse der Gesetze, nach welchen es die akustischen Ereignisse aufnimmt. Die vorhandenen Theorien können nicht als hinreichend gelten, da sie durchwegs mit der einen oder anderen Tatsache im Widerspruch stehen. *Die Erklärung der Klanganalyse, welche im Ohr mindestens teilweise auf mechanischem Weg stattfindet, stößt auf besonders große Schwierigkeiten (E. Waetzmänn; A. Tumarkin). Die bekannten physikalischen Gesetze lassen eine solche Klanganalyse nur durch Resonanz erklären (E. Waetzmänn). Voraussetzung ist eine nicht zu große Dämpfung. Dies steht jedoch im Widerspruch zu gewissen Experimenten, welche eine beinahe aperiodische Dämpfung des mechanischen Schalleitungsapparates, insbesondere der Basilarmembran, in der Schnecke anzeigen (S. Stevens and H. Davis; W. Türk).* Aus diesem Grunde bemühte man sich die mechanische Klangzerlegung auf andere Weise zu erklären, was aber bis jetzt nicht einwandfrei gelang. (O. F. Ranke 1; J. A. Reboul.)

Die vorliegende Arbeit versucht eine Theorie der Mechanik des inneren Ohres, die für den Vorgang des Hörens von ausschlaggebender Bedeutung ist, aufzustellen und die *experimentell beobachteten Erscheinungen durch physikalische Gesetze zu erklären*. Zu diesem Zweck wird die Dynamik des Innenohres durch ein System von Differentialgleichungen erfaßt, welche den folgenden Betrachtungen zu Grunde liegen. Dank den Feststellungen von G. v. Békésy (1, 2) sind dazu *keine rein hypothetische Voraussetzungen notwendig*.

Da meine Dissertation auch für den akustisch interessierten Physiker und Techniker bestimmt ist, schicke ich eine kurze schematische Darstellung des Ohres voraus, die gleichzeitig dem Otologen den Bau des Ohres in physikalischer Betrachtungsweise zeigt.

I. KAPITEL

Kurzer Überblick über die Anatomie der menschlichen Schnecke.

1. Allgemeines.

Das menschliche Ohr setzt sich grundsätzlich aus drei Teilen zusammen: dem äußeren, dem mittleren und dem inneren Ohr (Abb. 1.) Das äußere Ohr besteht aus der Ohrmuschel und dem durch das Trommelfell abgeschlossenen äußeren Gehörgang. Das Mittelohr ist durch ein Hohlraumsystem gebildet.

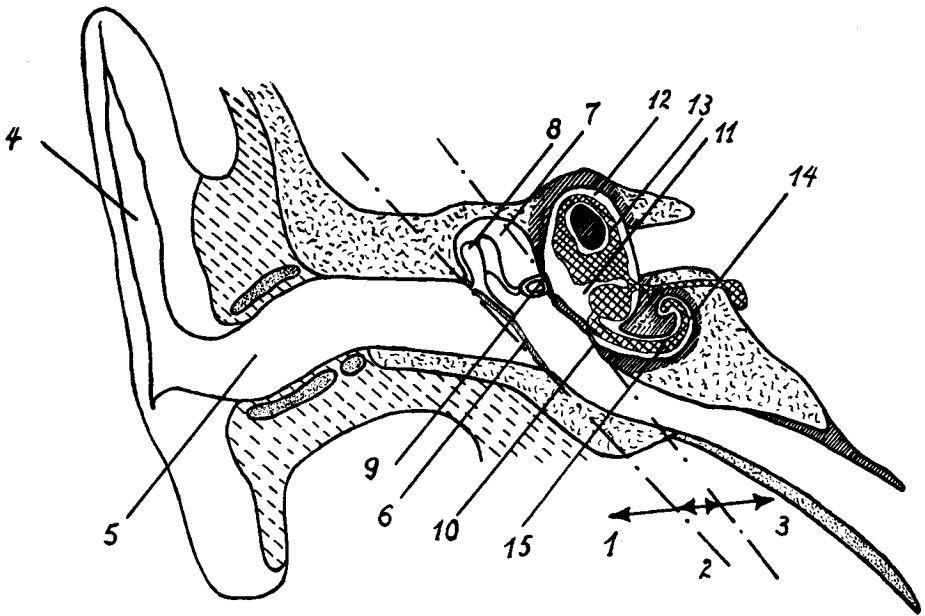


Abb. 1. Längsschnitt durch das Ohr (schematisch): 1 = äußeres Ohr, 2 = Mittelohr
3 = Innenrohr, 4 = Ohrmuschel, 5 = äußerer Gehörgang, 6 = Trommelfell, 7 = Pauken-
höhle, 8 = Gehörknöchelchenkette, 9 = ovales Fenster, 10 = rundes Fenster, 11 = Vorhof,
12 = Bogengang, 13 = häutiges Labyrinth, 14 = Schnecke, 15 = häutige Schnecke.

Hier befindet sich die Paukenhöhle zwischen dem Trommelfell und dem Innenohr. Sie enthält die Gehörknöchelchen, welche das Trommelfell mit dem ovalen Fenster verbinden. In diesem ist die Steigbügelfussplatte eingelassen und durch das straffe Ringband mit dem knöchernen Rand verbunden.

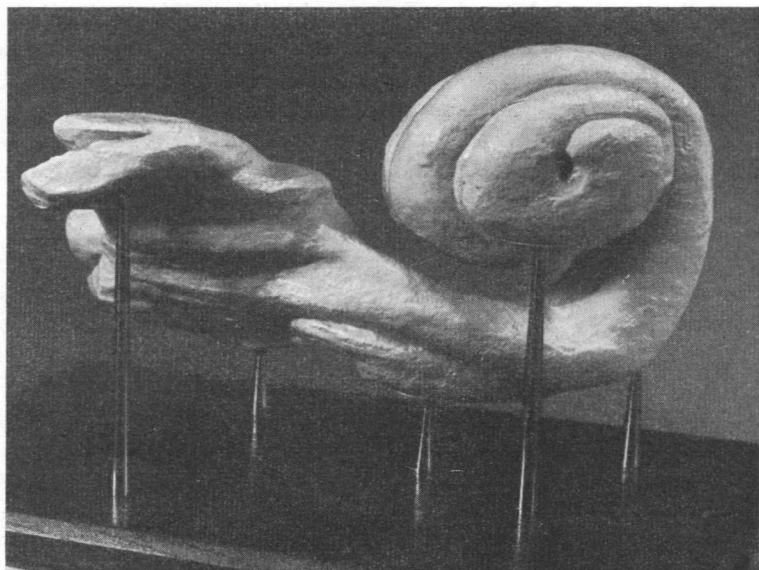


Abb. 2. Wachsplattenmodell der Schnecke. Ansicht von der Schneckenspitze.

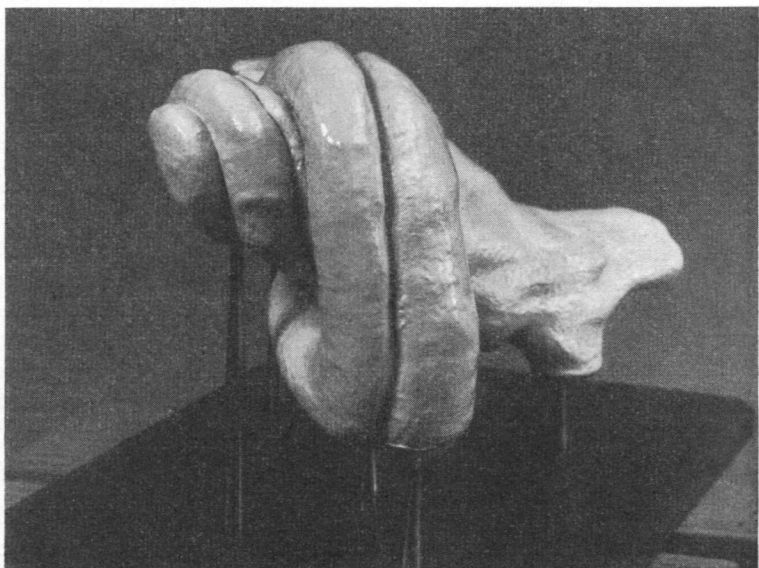


Abb. 3. Wachsplattenmodell der Schnecke. Seitensicht.

Während die Membran des ovalen Fensters ziemlich steif ist, weist die Membran des unter dem ersten liegenden, runden Fensters eine größere Nachgiebigkeit auf. Das im sehr harten Knochen liegende Innenohr besteht aus vier schmalen Kanälen, die in eine größere Höhlung, den Vorhof, münden. Drei Kanäle haben einen halbbogenartigen Verlauf und werden als Bogengänge bezeichnet. Der vierte Kanal ist ähnlich einem Schneckenhäuschen, spiralig gewunden, wodurch sich bekanntlich sein Name „die Schnecke“ erklärt (Abb. 2, 3). Der Schneckenkanal ist seiner Länge nach durch eine Trennwand in die Scala vestibuli, die in den Vorhof einmündet, und in die Scala tympani, die lediglich durch das runde Fenster mit der Paukenhöhle verbunden ist, geteilt. Die beiden Scalen sind durch eine kleine Öffnung in der Schnecken spitze, das Helicotrema, miteinander verbunden. Die Schnecken trennwand besteht zum Teil aus einer knöchernen Leiste, zum Teil aus dem membranösen Ductus cochlearis (häutige Schnecke), der beim Helicotrema blindsackförmig endet. Sowohl die knöcherne als auch die häutige Schnecke sind mit lymphartigen Flüssigkeiten, der Perilymphe bzw. Endolymphe, gefüllt. Während die Perilymphe dünnflüssig ist, zeigt die Endolymphe eine beträchtliche Zähigkeit. Der Querschnitt durch den Ductus cochlearis stellt angenähert ein Dreieck dar. Eine Seite besteht aus einer sehr dünnen Membran (*Membrana Reißneri*). Die zweite Seite bildet die knöcherne Schneckenaußenwand und die dritte wird durch eine stärkere Membran, die *Membrana basilaris*, gebildet. Auf der Basilmembran ruht das *Corti'sche* Organ, welches die Sinneszellen enthält. Unmittelbar darüber befindet sich die Membran von *Corti*, die von der knöchernen Trennwand entspringt. Sie berührt die aus den Sinneszellen ragenden Sinneshaare und ist wahrscheinlich mit ihnen verbunden (Abb. 4).

2. Abmessungen der Schnecke.

Um den Schneckenkanal besser ausmessen zu können, wurde ein Wachsplattenmodell in 25facher Vergrößerung hergestellt (Abb. 2, 3). Ein solches Modell bietet die gleiche Genauigkeit wie ein Abguss, dabei ist eine bessere Beobachtung der Details und eine verhältnismäßig bequeme Ausmessung gegeben. Abb. 5 zeigt den räumlichen Verlauf des äusseren Randes der Basilmembran, der approximativ mit dem Verlauf der Kanalaußenwand zusammenfällt. Die ausgezogene Kurve der Abb. 6 ist die Projektion der Kanalachse auf eine zu der Schneckenachse senkrechte Ebene. Sie fällt praktisch zusammen mit einer logarithmischen Spirale (gestrichelt), deren Gleichung lautet:

$$\gamma = 0,31 \cdot e^{-0,13\varphi} \text{ cm}$$

Um den Verlauf der Abmessungen des Schneckenkanals zu untersuchen, ist es von Vorteil, die Schnecke abzuwickeln. Dabei muß jedoch die Linie festgelegt werden, nach welcher man die Entfernung vom Schneckenanfang

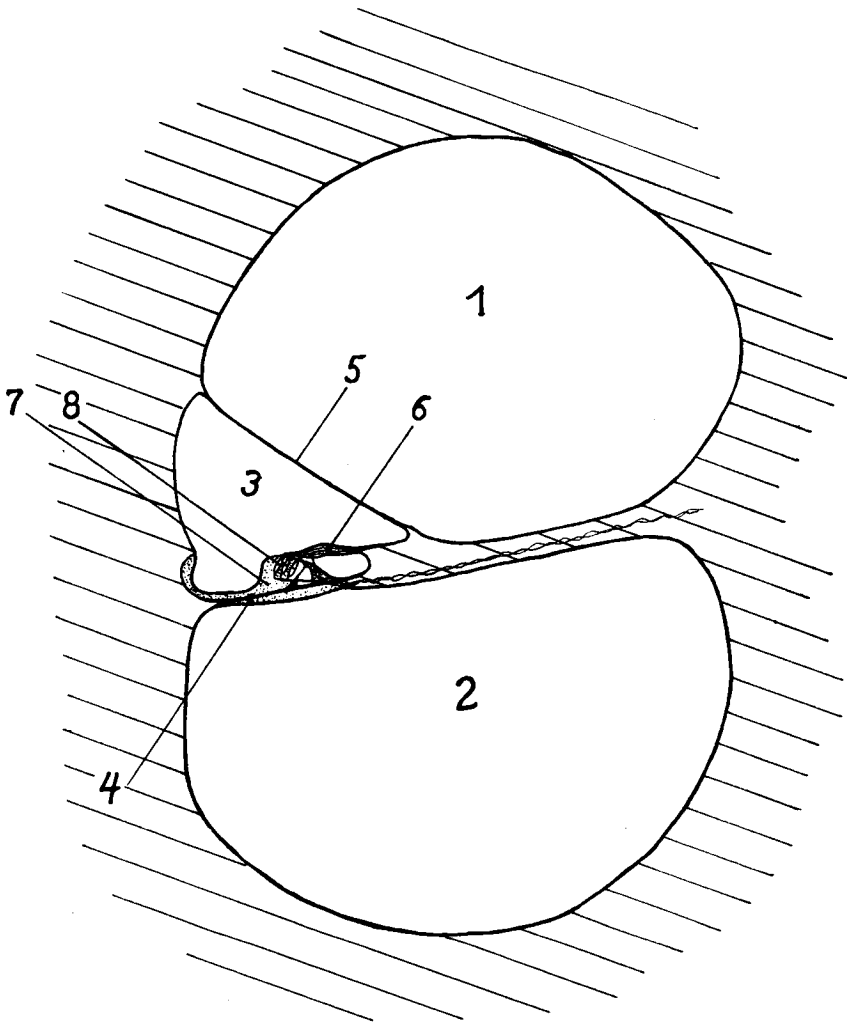


Abb. 4. Querschnitt durch den Schneckenkanal (schematisch): 1 = Scala vestibuli, 2 = Scala tympani, 3 = Ductus cochlearis, 4 = Basilarmembran, 5 = Reissner'sche Membran, 6 = Corti'sche Membran (Membrana tectoria), 7 = Organ von Corti, 8 = Sinneszellen.

mißt. In dieser Arbeit wird als solche Bezugslinie immer die Kanalaußenwand benutzt, sodass in den Längsschnitten die Basilarmembran in ihrer wahren Länge erscheint. Abb. 7_a, b zeigen den Verlauf der maximalen Abmessungen der Scala vestibuli parallel bzw. senkrecht zu der Basilarmembran gemessen. Abb. 7_c stellt die approximativ berechnete Querschnittsfläche dar. Aus der Abb. 8 können die entsprechenden Abmessungen der Scala tympani ent-



Abb. 5. Räumlicher Verlauf des äußeren Randes der Basilarmembran.
(Projektion auf eine zu der Schneckenachse parallele Ebene.)
S = Schneckenspitze.

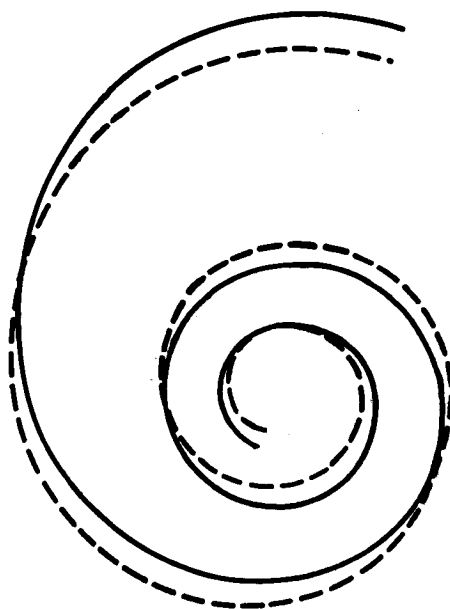


Abb. 6. Projektion der Achse des Schneckenkanals auf eine zu der Schneckenachse senkrechte Ebene. Gestrichelt = logarithmische Spirale.

nommen werden. Es geht daraus hervor, daß der Querschnitt beider Scalen mit dem Abstand vom Schneckenanfang ziemlich stark variiert; im großen und ganzen nimmt er mit zunehmender Entfernung ab.

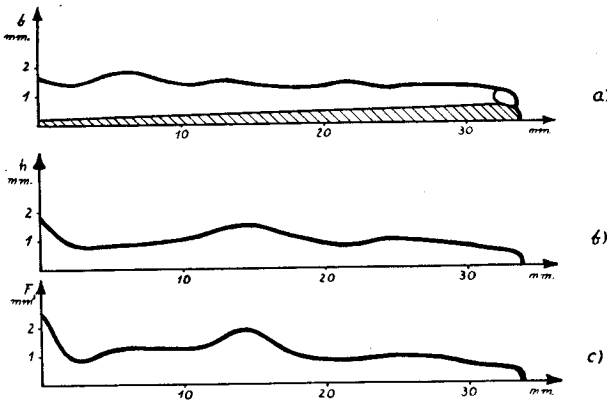


Abb. 7. Querschnittsabmessungen der Scala vestibuli in Funktion der Entfernung vom ovalen Fenster: a) zu der Basilarmembran parallel gemessene Breite; die schraffierte Fläche stellt die Basilarmembran dar, b) senkrecht zu der Basilarmembran gemessene Höhe, c) approximativ berechnete Querschnittsfläche.

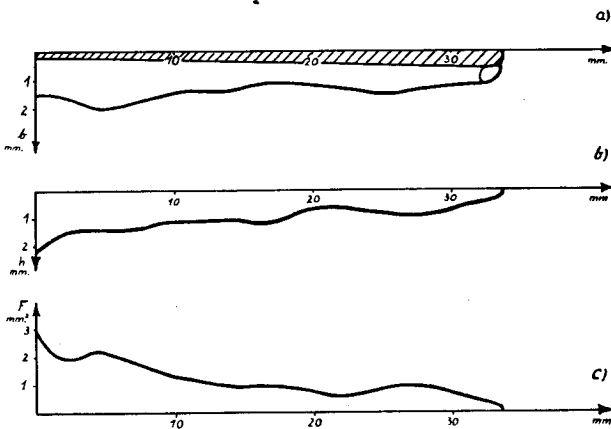


Abb. 8. Querschnittsabmessungen der Scala tympani in Funktion der Entfernung vom ovalen Fenster: a) Breite mit der Basilarmembran schraffierte Fläche, b) Höhe, c) approximative Querschnittsfläche.

3. Mechanische Eigenschaften der Basalarmembran.

Die Basalarmembran ist durch die schraffierte Fläche in den Abb. 7_a und 8_a angegeben. Ihre Breite beträgt am Schneckenanfang etwa 0,16 mm und nimmt gegen die Spitze auf etwa 0,55 mm zu (*Fletcher*); ihre Dicke nimmt dafür ab. Früher wurde angenommen, daß die Basalarmembran eine Spannung aufweise, obwohl dieser Zustand mit ihrer Struktur schwer zu vereinbaren ist.

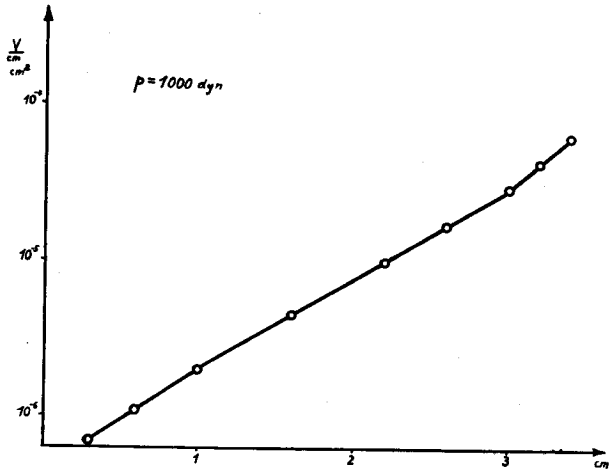


Abb. 9. Volumenverschiebung der Schneckentrennwand pro cm Länge in Funktion der Entfernung vom ovalen Fenster, bei einem statischen Druck von 1 cm Wassersäule (nach *Békésy*).

Die neueren Untersuchungen von *Georg von Békésy* (1, 3) haben gezeigt, daß eine merkliche Spannung der Basalarmembran nicht in Frage kommt, und daß man sie eher mit einer Platte als mit einer Membran zu vergleichen hat. *G. v. Békésy* hat sich besonders für die Elastizität der Schneckentrennwand interessiert und konnte durch Erzeugung eines gleichmäßigen statischen Überdruckes in einer der beiden Scalen ihre Ausbauchung und somit ihre Nachgiebigkeit messen. Es hat sich dabei herausgestellt, daß die Nachgiebigkeit von der Schneckenbasis bis zu der Spitze etwa wie 1 : 100 wächst. Da der knöcherne Teil der Trennwand verhältnismäßig große Steifigkeit aufweist und die dünne *Reißner'sche* Membran als vollkommen biegsam betrachtet werden kann, gelten seine Messungen angenähert der Basalarmembran. Die von *Békésy* (1) angegebene Kurve ist in Abb. 9 logarithmisch über der Entfernung vom Schneckenanfang aufgetragen. Sie entspricht ziemlich gnaue der Funktion:

$$c = c_0 \cdot e^{\beta x}$$

wenn c die Nachgiebigkeit = $\frac{\text{Volumenverschiebung}}{\text{Druck}}$ pro Längeneinheit genommen, c_0 die Nachgiebigkeit für $x=0$ und x die Entfernung von der Schneckenbasis bedeuten.

II. KAPITEL

Dynamische Grundgleichungen der Schnecke.

1. Problemstellung.

Die Mechanik der Ohrschnecke interessiert uns hauptsächlich in Beziehung auf die akustischen Vorgänge, zu deren Aufnahme die Ohrschnecke bestimmt ist. Unter akustischen Vorgängen werden dabei kleine, hörbare Schwingungen und deren Fortpflanzung verstanden. Eine andere Hauptbewegung als Schwingung ist in der Schnecke überhaupt nicht möglich, da die Schneckenkanäle durch Membranen des ovalen und des runden Fensters abgeschlossen sind. Einzig kann eine Zirkulation in jedem Kanal als Nebenerscheinung auftreten. Diese wurde bereits von G. v. Békésy (1, 2, 4) experimentell festgestellt.

Eine Schallwelle, die das Ohr trifft, erreicht durch den äußeren Gehörgang das Trommelfell und versetzt es in Schwingungen. Diese Schwingungen gelangen zu der Schnecke auf zwei Wegen: erstens durch die Gehörknöchelchenkette und das ovale Fenster, zweitens durch die in der Paukenhöhle eingeschlossene Luft. Doch kann die zweite Möglichkeit unter normalen Verhältnissen außer Acht gelassen werden. Die Schwingungen, welche auf diesem Weg die Schnecke erreichen, unterliegen einer sehr starken Reduktion durch Reflexionen am Trommelfell und an der runden Fenstermembran, an welcher ein erheblicher Impedanzsprung entsteht. Die Verbindung über die Gehörknöchelchenkette ist deshalb günstiger, weil dabei eine gewisse Anpassung der Impedanz des Innenohres an die Luftimpedanz erfolgt. Demnach erreichen die Schwingungen die Schnecke hauptsächlich durch das ovale Fenster. Sie pflanzen sich längs der Scala vestibuli fort und werden durch den nachgiebigen Ductus cochlearis und teilweise durch das Helicotrema auf die Perilymphe der Scala tympani übertragen. Die Flüssigkeit kann im Fall der Schnecke als inkompressibel gelten. Daher müssen die Volumenverschiebungen der ovalen Fenstermembran durch gleich große Volumenverschiebungen der runden Fenstermembran kompensiert werden.

Das Problem der Schneckenmechanik gehört in das Gebiet der Hydrodynamik und insbesondere der Oberflächenwellen. Die Ähnlichkeit mit der Theorie der Kapillarwellen ist auffallend (*H. Lamb*). Dabei muß man sich den Ductus cochlearis als eine Grenzschicht zwischen zwei Flüssigkeiten denken. Streng genommen sollte man zwei Grenzschichten berücksichtigen: eine entsprechend der *Reißner'schen* Membran und die zweite entsprechend der Basilarmembran. Die große Zähigkeit der Endolymphe und die Enge des Ductus cochlearis scheinen indessen eine nennenswerte Longitudinalbewe-

gung im Innern der häutigen Schnecke auszuschließen, so daß die beiden Membranen sich gleichphasig bewegen müssen. Dementsprechende Beobachtungen wurden tatsächlich von *G. v. Békésy* gemacht. Somit kann der Ductus cochlearis dynamisch als ein Ganzes, d. h. eine einzige Trennschicht zwischen den beiden Scalen betrachtet werden.

Obwohl die mathematische Behandlung der Schneckendynamik Ähnlichkeiten mit der Theorie der kapillaren Wellen aufweist, bestehen zwischen den beiden Problemen doch wesentliche Unterschiede. Der Ductus cochlearis ist im Gegensatz zur Grenzschicht zwischen zwei Flüssigkeiten mit Masse behaftet und weist eine starke Dämpfung auf. Die örtlich variable Nachgiebigkeit der Basilarmembran verleiht den Vorgängen in der Schnecke ihren spezifischen Charakter.

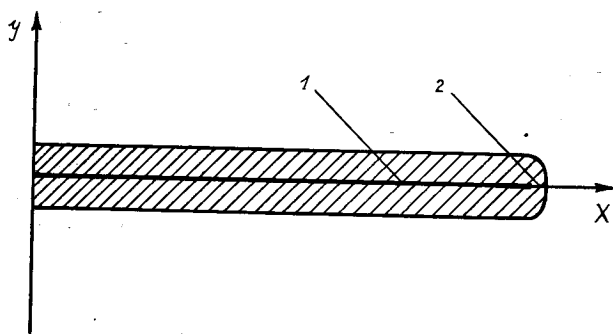


Abb. 10. Längsschnitt durch den vereinfachten Schneckenkanal:
1 = Basilarmembran, 2 = Helicotrema.

Die Wellenfortpflanzung längs dem Ductus cochlearis wurde von *G. v. Békésy* (1, 4, 5) experimentell weitgehend untersucht. Die Resultate zeigen, daß man es in der Schnecke mit fortlaufenden Wellen zu tun hat, welche an einem Ort ein Amplitudenmaximum aufweisen. Jenseits des Schwingungsmaximums klingt die Amplitude rasch ab. Die Wellenlänge nimmt mit dem Abstand vom ovalen Fenster *ständig* ab. Doch ist die Wellenlänge an den Stellen, die noch eine wesentliche Schwingungsamplitude aufweisen, bedeutend größer als die Kanaltiefe. Aus diesem Grund vereinfacht sich das Problem zu demjenigen der Oberflächenwellen auf „seichtem Wasser“. Das ist für die mathematische Darstellung wesentlich, da sie ohne unsichere Vernachlässigungen erfolgen kann.

In der Rechnung müssen folgende Faktoren berücksichtigt werden: die Dichte und Viskosität der Perilymphe, die örtlich variable Impedanz des Ductus cochlearis, welche sich aus Masse, Elastizität und Dämpfung zusammensetzt, und schließlich die Abmessungen der Schneckenkanäle. Der letzte Faktor wirkt sich am schwächsten aus, wie es die Experimente von *G. v. Békésy*

zeigen, so daß hier Vereinfachungen erlaubt sind. Sie führen zur Vernachlässigung der Ungleichmäßigkeiten der Schneckenkanäle und somit zu einem konstanten, durchschnittlichen Querschnitt.

2. Ableitung der Schneckendifferentialgleichung.

Die Ableitung erfolgt auf Grund der Abb. 10. Durchwegs gebrauchte Bezeichnungen lauten:

- u = Verschiebungsgeschwindigkeit in x - Richtung
- v = Verschiebungsgeschwindigkeit in y - Richtung
- w = Verschiebungsgeschwindigkeit in z - Richtung
- f = Volumenverschiebung des Ductus cochlearis pro Längeneinheit
- Φ = das Geschwindigkeitspotential
- p = Schalldruck
- ω = Winkelgeschwindigkeit
- t = Zeit
- ϱ = die Dichte der Perilymphe
- σ = durchschnittliche Dichte des Ductus cochlearis
- c = Nachgiebigkeit der Basilarmembran
- F_0 = durchschnittliche Querschnittsfläche der Schneckenkanäle
- b_1 = Breite der Basilarmembran
- b_2 = Breite der Reißner'schen Membran

Laut den hydrodynamischen Grundsätzen (*H. Lamb*) müssen für die Perilymphe folgende Gleichungen erfüllt werden:

$$\frac{\partial u}{\partial x} + \frac{\partial v}{\partial y} + \frac{\partial w}{\partial z} = 0 \quad (1)$$

oder mit

$$u = -\frac{\partial \Phi}{\partial x} \quad v = -\frac{\partial \Phi}{\partial y} \quad (2)$$

$$w = -\frac{\partial \Phi}{\partial z} \quad (2)$$

$$\frac{\partial^2 \Phi}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 \Phi}{\partial y^2} + \frac{\partial^2 \Phi}{\partial z^2} = 0 \quad (3)$$

Unter Voraussetzung kleiner Schwingungen und vorläufiger Vernachlässigung der Reibung gilt weiter:

$$\frac{\partial \Phi}{\partial t} \cdot \varrho = p \quad (4)$$

Bei langen Wellen gegenüber dem Kanalquerschnitt kann man u als unabhängig von y und z betrachten. In diesem Fall verlangt die Kontinuitätsbedingung (Gl. 1):

$$\frac{\partial}{\partial x} \left[u \cdot (F_0 + f) \right] = -\frac{\partial f}{\partial t}$$

oder ausführlich geschrieben:

$$\frac{\partial u}{\partial x}(F_0 + f) + \frac{\partial f}{\partial x} \cdot u = - \frac{\partial f}{\partial t}$$

Im Fall kleiner Schwingungen sind $\frac{\partial f}{\partial x} \cdot u$ und $\frac{\partial u}{\partial x} \cdot f$ klein zweiter Ordnung, daher zu vernachlässigen. Es ergibt sich somit:

$$\frac{\partial u}{\partial x} \cdot F_0 = - \frac{\partial f}{\partial t} \quad (5)$$

Es seien nun p_1 und p_2 die beiderseits des Ductus cochlearis wirkenden Drücke und Φ_1 bzw. Φ_2 die entsprechenden Geschwindigkeitspotentiale. Damit können wir schreiben:

$$p_1 = \frac{\partial \Phi_1}{\partial t} \cdot \varrho; \quad p_2 = \frac{\partial \Phi_2}{\partial t} \cdot \varrho$$

Auf den Ductus cochlearis wirkt die Differenz der beiden Drucke:

$$p = p_1 - p_2 = \varrho \left(\frac{\partial \Phi_1}{\partial t} - \frac{\partial \Phi_2}{\partial t} \right)$$

Die Flüssigkeit der Scala vestibuli bewegt sich im entgegengesetzten Sinn wie die Flüssigkeit der Scala tympani. Damit folgt:

$$p = 2\varrho \cdot \frac{\partial \Phi}{\partial t} \quad (6)$$

mit $\Phi = \Phi_1 - \Phi_2$

Bei Einführung der Viskosität ist u nicht mehr gleichmäßig über dem ganzen Querschnitt verteilt. Die Theorie der Experimente von *Poiseuille (Lamb)* erlaubt jedoch eine Durchschnittsgeschwindigkeit zu bestimmen und mit einem Reibungswiderstand pro Längeneinheit des Kanals zu rechnen. Dieser Widerstand wird mit R_1 bezeichnet. Die Wirkung von R_1 kann in der Gl. 6 ihre Berücksichtigung finden, wenn man diese Gl. vorerst nach x ableitet. Wir erhalten:

$$\frac{\partial p}{\partial x} = - 2\varrho \frac{\partial u}{\partial t} - 2R_1 \cdot u \quad (7)$$

An der Basilarmembran muß gelten:

$$p = \mathcal{I} \frac{\partial f}{\partial t} \quad (8)$$

Dabei stellt \mathcal{I} die Impedanz der Basilarmembran pro Längeneinheit dar. Unter Berücksichtigung von Gl. 5 ergibt sich:

$$p = - \mathcal{I} \cdot F_0 \cdot \frac{\partial u}{\partial x} \quad (9)$$

Die Ableitung der Gl. 7 nach x und Gl. 9 nach t liefert:

$$\frac{\partial^2 p}{\partial x^2} = -2Q \frac{\partial^2 u}{\partial x \cdot \partial t} - 2R_1 \cdot \frac{\partial u}{\partial x} \quad (10)$$

$$\frac{\partial p}{\partial t} = -\mathcal{I} \cdot F_0 \frac{\partial^2 u}{\partial x \cdot \partial t} \quad (11)$$

Durch Substitution aus Gl. 9 und 11 kann u in Gl. 10 eliminiert werden. Es folgt:

$$\frac{\partial^2 p}{\partial x^2} = 2 \frac{Q}{F_0 \cdot \mathcal{I}} \cdot \frac{\partial p}{\partial t} + 2 \frac{R_1}{F_0 \cdot \mathcal{I}} \cdot p \quad (12)$$

Der Druck p kann durch das Potential Φ ersetzt werden. Man bekommt:

$$\frac{\partial^2 \Phi}{\partial t \cdot \partial x^2} = 2 \frac{Q}{F_0 \cdot \mathcal{I}} \cdot \frac{\partial^2 \Phi}{\partial t^2} + 2 \frac{R_1}{F_0 \cdot \mathcal{I}} \cdot \frac{\partial \Phi}{\partial t}$$

Die letzte Gleichung nach t integriert, ergibt:

$$\frac{\partial^2 \Phi}{\partial x^2} = 2 \frac{Q}{F_0 \cdot \mathcal{I}} \cdot \frac{\partial \Phi}{\partial t} + 2 \frac{R_1}{F_0 \cdot \mathcal{I}} \cdot \Phi \quad (13)$$

Dies ist die dynamische Differentialgleichung der Ohrschnecke, welche bei Einschränkung auf genügend lange Wellen und kleine Schwingungen allgemeine Gültigkeit besitzt. Sie enthält alle in Frage kommenden Faktoren und ist von der Querschnittsform der Schneckenkanäle und der Schwingungsform des Ductus cochlearis unabhängig.

Es kann leider wegen dem mit x variablen \mathcal{I} keine allgemeine Lösung der Gl. 13 gefunden werden. Um Gl. 13 zu integrieren, muß man daher zuerst die Impedanz \mathcal{I} des Ductus cochlearis bestimmen.

3. Die Impedanz des Ductus cochlearis.

Die Impedanz des Ductus cochlearis wird an dieser Stelle eingehend besprochen und näherungsweise berechnet. Dies erscheint nicht nur für die Lösung der angegebenen Differentialgleichung der Schnecke notwendig. Die Impedanz des Ductus cochlearis entscheidet über die Art der Wellenfortpflanzung in der Schnecke und spielt somit eine wichtige Rolle bei der Beurteilung der vorhandenen „Hörtheorien“. Eine ausführliche Beschreibung des dynamischen Verhaltens des Ductus cochlearis findet sich meines Wissens nirgends in der Literatur, so dass es gerechtfertigt ist, wenn wir versuchen, diese Lücke wenigstens zum Teil auszufüllen.

Der Einzige, der die Wellenausbreitung auf dem Ductus cochlearis eingehend beobachtet hat, ist *G. v. Békésy*. Dank seiner Feststellungen wurde der Wellenverlauf längs der Schnecke bekannt. Doch genügen diese Feststellungen nicht, um die Schwingungsform in der Querrichtung mit Sicherheit zu bestimmen. Aus dem anatomischen Bild lassen sich ebenfalls keine eindeutigen Schlussfolgerungen ableiten und, wenn dies auch möglich wäre, könnte

wahrscheinlich kein genauer mathematischer Ausdruck dafür gefunden werden. Der Ductus cochlearis ist in bezug auf die Mitte der Basilmembran asymmetrisch. Sein Querschnitt stellt annähernd ein Dreieck dar. Aus diesem Grund und wegen der unsymmetrischen Lage des *Corti'schen* Organs wird die Ausbauchungsform der Basilmembran ebenfalls asymmetrisch. Doch dürfte die Abweichung von der Symmetrie bei kleinen Schwingungen und dank dem zum größten Teil flüssigen Inhalt der häutigen Schnecke nicht beträchtlich ins Gewicht fallen. Auf jeden Fall kann man die Ausbauchungsform der Basilmembran durch eine *Fourier'sche* Reihe wiedergeben. Wird dabei die x -Achse in den Rand der Basilmembran, die z -Achse parallel zur Ruhefläche der Basilmembran gelegt, und bezeichnet man mit η die Auslenkung aus der Ruhelage, so ergibt sich:

$$\eta = a_1 \cdot \sin \frac{\pi}{b_1} \cdot z + a_2 \cdot \sin 2 \frac{\pi}{b_1} \cdot z + \dots + a_n \sin n \frac{\pi}{b_1} \cdot z \quad (14)$$

Dabei bezeichnet b_1 die Breite der Basilmembran. Solange die Wellenlänge größer als die Membranbreite bleibt — und dies scheint laut den Experimenten von *Békésy* erfüllt —, wird die ganze Basilmembran entweder positive oder negative Werte von η annehmen. Daraus folgt, daß die absoluten Werte der Koeffizienten a mit wachsender Ordnungszahl rasch abnehmen müssen. Der Koeffizient $|a_2|$ wird daher nicht größer als $|1/2 a_1|$ sein können. Rechnet man mit 50 % Genauigkeit, so dürfen alle höheren Glieder vernachlässigt werden und es bleibt:

$$\eta = a_1 \cdot \sin \frac{\pi}{b_1} \cdot z \quad (15)$$

Damit gelangen wir zu einer Ausbauchungsform, welche derjenigen einer gespannten homogenen Membran sehr ähnlich aussieht. In dem Fall ist es zweckmäßig, die \sin -Funktion durch eine Parabelfunktion⁹ zu ersetzen. Um eine einfachere Schreibweise zu erzielen, verlegen wir den Koordinatenursprung in die Membranmitte. Es folgt:

$$\eta = A (b_1^2 - 4z^2) \quad (16)$$

Mit der Wahl einer bestimmten Schwingungsform ist die Grundlage für die Berechnung der äquivalenten Masse und Steifigkeit der Basilmembran geschaffen. Im Fall der äquivalenten Masse muß die Belastung durch die Endolympe zur Geltung kommen. Um einen einfachen mathematischen Ausdruck dafür zu erhalten, sind wieder vereinfachende Annahmen notwendig. Diese können allerdings nur unter dem Beweis ihrer Zulässigkeit getroffen werden, sonst würde die Rechnung ihren praktischen Wert verlieren.

Vorerst muß die Querschnittsform des Ductus cochlearis eine Umgestaltung erfahren, und zwar mit dem Zweck, die Basilmembran und die *Reißner'sche*

Membran in parallele Ebenen zu bringen. Dieses kann durch Drehung des Ductus cochlearis um die Längsachse der Basilarmembran geschehen. Gleichzeitig wird der angenähert dreieckige Querschnitt zum Trapez. Die Umgestaltung des Querschnittes hat als wichtigste Folge, die Geradestreckung der Stromlinien innerhalb der Endolymphe und damit die Anullierung der radialen Beschleunigung. Diese ist aber dem Quadrat der Bewegungsgeschwindigkeit proportional und somit bei kleinen Schwingungen eine kleine Größe zweiter Ordnung — darf also vernachlässigt werden. Übrigens ist der Unterschied zwischen dem erhaltenen Trapez und dem Originalquerschnitt nicht beträchtlich, da die Basilarmembran, welche die Trapezbasis bildet, in einem Teil der Schnecke eine verhältnismäßig kleine Breite besitzt. Dort wo diese Breite wächst, nimmt dafür der Winkel zwischen der Basilarmembran und der Reißner'schen Membran ab, so daß das Trapez sich durch eine unbeträchtliche Drehung aus dem Dreieck ergibt.

Wir rechnen zuerst unter der Vernachlässigung der Viskosität der Endolymphe und werden nachträglich ihren Einfluss diskutieren. Es treten somit innerhalb der Endolymphe nur Trägheitskräfte auf. Nun teilen wir das Volumen zwischen der Basilarmembran und der Reißner'schen Membran in dünne, zu den beiden Membranen parallele Schichten der Dicke dy auf. Wegen der Kontinuitätsbedingung muß durch jede Grenzfläche einer Schicht dy pro Zeiteinheit eine Flüssigkeitsmenge durchtreten, welche der Volumenverschiebung der Basilarmembran f gleich ist. Wir haben

$$f = \int_{-\frac{1}{2}b_1}^{\frac{1}{2}b_1} \eta \cdot dz = A \int_{-\frac{1}{2}b_1}^{\frac{1}{2}b_1} (b_1^2 - 4z^2) \cdot dz \quad (17)$$

Nach der Ausrechnung ergibt sich:

$$f = \frac{2}{3} A \cdot b_1^3 \quad (18)$$

Die Überlegung, welche zu der Annäherung der Ausbauchungsform der Basilarmembran durch eine Parabel führte, kann mit noch größerer Berechtigung auf die Reißner'sche Membran Anwendung finden, die als annähernd homogen erscheint. Die zwischen den beiden Membranen eingeschlossene Flüssigkeit wird wenigstens angenähert den Membranbewegungen folgen. Wir können somit die Funktion

$$\eta = A (b^2 - 4z^2) \quad (19)$$

für den ganzen Ductus cochlearis beibehalten. Es werden sich darin lediglich die Konstanten A und b mit y verändern. Aus der angenommenen Trapezform ergibt sich für b

$$b = b_1 + ay \quad (20)$$

Bezeichnen wir die Trapezhöhe mit h und die Breite der *Reißner'schen* Membran mit b_2 , so berechnet sich die Konstante a zu:

$$a = \frac{b_2 - b_1}{h} \quad (21)$$

Der Wert von A folgt aus der Beziehung

$$f = \frac{2}{3} A \cdot b^3 = \text{Konst.} \quad (22)$$

zu:

$$A = \frac{3}{2} \cdot \frac{f}{b^3} \quad (23)$$

Wir definieren jetzt als mittlere Auslenkung der Basilarmembran

$$\bar{\eta} = \frac{f}{b_1} \quad (24)$$

Die äquivalente Masse m_{ae} ergibt sich aus der folgenden Gleichung für die kinetische Energie

$$T = m_{ae} \cdot \frac{\bar{v}^2}{2} = \frac{1}{2} \sigma \int_0^h \int_{-1/2b}^{1/2b} \left(\frac{\partial \eta}{\partial t} \right)^2 \cdot dz \cdot dy \quad (25)$$

Nach Einführung der Formel 19 und Einsetzung der Werte für A und b erhält man durch Ausrechnung des Doppelintegrals:

$$T = m_{ae} \cdot \frac{\bar{v}^2}{2} = \frac{9}{15} \sigma \cdot \bar{v}^2 \cdot \frac{b_1^2 \cdot h}{b_2 - b_1} \cdot \ln \left(\frac{b_2}{b_1} \right) \quad (26)$$

Daraus bestimmt sich die äquivalente Masse der Basilarmembran zu:

$$m_{ae} = 1,2 \cdot \sigma \cdot \frac{b_1^3}{b_2 - b_1} \cdot h \cdot \ln \left(\frac{b_2}{b_1} \right) \quad (27)$$

In der letzten Gleichung ist h eine nicht gut bestimmte Größe. Sie wird daher durch die Querschnittsfläche des Ductus cochlearis Q ersetzt, welche nach anatomischen Angaben (*G. Schwalbe*) nur wenig vom Ort in der Schnecke abhängt. Unter Beibehaltung der trapezförmigen Querschnittsfläche ergibt sich:

$$\frac{b_1 + b_2}{2} \cdot h = Q = \text{Konst.}$$

und somit:

$$h = \frac{2Q}{b_1 + b_2}$$

Durch Einsetzen in Gl. 27 erhalten wir:

$$m_{ae} = 2,4 \cdot \frac{\sigma \cdot Q}{\left(\frac{b_2}{b_1} \right)^2 - 1} \cdot \ln \left(\frac{b_2}{b_1} \right) \quad (28)$$

Für die in Frage kommenden Werte von $\left(\frac{b_2}{b_1}\right)$ kann man den Logarithmus approximieren und schreiben:

$$\ln\left(\frac{b_2}{b_1}\right) \cong 2 \frac{\frac{b_2}{b_1} - 1}{\frac{b_2}{b_1} + 1}$$

Damit ergibt sich schließlich:

$$m_{ae} = 4,8 \frac{\sigma \cdot Q}{\left(1 + \frac{b_2}{b_1}\right)^2} \quad (29)$$

Bei der Berechnung der äquivalenten Masse wurde die Viskosität der Endolympe vernachlässigt. Da in Wirklichkeit die Endolympe eine beträchtlich größere Viskosität als Wasser aufweist, muß erwogen werden, ob dies zulässig ist. Nun läßt sich feststellen, daß die Einwirkung der Reibungskräfte eine angenähert parabolische Geschwindigkeitsverteilung innerhalb des Ductus cochlearis verlangt, was in Übereinstimmung mit der getroffenen Annahme steht. Die Rückwirkung dieser Kräfte auf die Ausbauchung der Basilarmembran dürfte nicht beträchtlich ins Gewicht fallen, da die elastischen Kräfte um einige Größenordnungen die Reibungskräfte der Endolympe überwiegen. Wir gelangen damit zum Schluß, daß die Weglassung der Viskosität der Endolympe keinen nennenswerten Fehler verursachen konnte.

Die Berechnung der äquivalenten Steifigkeit des Ductus cochlearis S_{ae} erfolgt unter Benützung der von *G. v. Békésy* bestimmten Nachgiebigkeit c (Kap. 1). Wir haben:

$$f = c \cdot p \quad (30)$$

und durch Einsetzen des Wertes von f aus Gl. 18 folgt:

$$A = \frac{3}{2} \cdot \frac{c}{b_1^3} \cdot p \quad (31)$$

Durch Substitution von A in Gl. 16 erhalten wir:

$$\eta = \frac{3}{2} \cdot \frac{c}{b_1^3} \cdot p (b_1^2 - 4z^2) \quad (32)$$

und nach zweimaliger Ableitung nach z :

$$\frac{\partial^2 \eta}{\partial z^2} = -12 \frac{c}{b_1^3} \cdot p \quad (33)$$

In der letzten Gleichung entspricht der Faktor $12 \frac{c}{b_1^3}$ der reziproken Spannung der Membran. Deswegen kann für die potentielle Energie pro Längeneinheit der Basilarmembran nach *Rayleigh* geschrieben werden:

$$V = \frac{1}{24} \cdot \frac{b_1^3}{c} \cdot \int_{-1/2 b_1}^{1/2 b_1} \left(\frac{\partial \eta}{\partial z} \right)^2 \cdot dz$$

Die Ausführung der Integration und Substitution für p aus Gl. 30 liefert:

$$V = \frac{1}{2} \cdot \frac{f^2}{c} \quad (34)$$

Die Berechnung der potentiellen Energie aus der äquivalenten Steifigkeit und der mittleren Auslenkung führt zu:

$$V = \frac{1}{2} \cdot \frac{f^2}{b_1^2} \cdot S_{ae} \quad (35)$$

Durch Gleichsetzung der beiden letzten Ausdrücke erhalten wir:

$$S_{ae} = \frac{b_1^2}{c} \quad (36)$$

Die letzte Impedanzkomponente des Ductus cochlearis ist die Dämpfung. Sie setzt sich zusammen aus den inneren Reibungskräften der Endolymphe und aus der Dämpfung der Basilarmembran. Die letzte läßt sich aus statischen Messungen nicht ableiten und aus den dynamischen nur mittelbar. Man muß sich vorläufig mit einer ungefähren Abschätzung der Größenordnung zufrieden geben. Die Messungen, welche Anhaltspunkte liefern, sind zum Teil objektiver, zum Teil subjektiver Natur. Zu den ersten gehören vor allem die direkten Beobachtungen von *Békésy* (1, 5), die er an Präparaten der Felsenbeine durchführte. Er fand für die Stelle maximaler Schwingungen der Basilarmembran ein logarithmisches Dämpfungsdekrement von 1,4 bis 1,8.

Aus dem Dämpfungsdekrement kann der Reibungswiderstand direkt bestimmt werden, wenn die Masse und Elastizität bekannt sind. Für die Resonanzfrequenz würde das geschehen nach der Formel:

$$r = 2 \cdot D \cdot \sqrt{\frac{S_{ae} \cdot m_{ae}}{D^2 + 4\pi}} \quad (37)$$

in welcher r den Reibungswiderstand pro Längeneinheit der Basilarmembran und D das logarithmische Dekrement bedeuten. *G. v. Békésy* (4) hat aber gefunden, daß der Ort maximaler Schwingungen mit der Eigenfrequenz der betreffenden Stelle des Ductus cochlearis nicht übereinstimmt. In diesem Fall fällt die Bestimmung von r aus der Formel 37 ziemlich unsicher aus. Immerhin erlaubt Gl. 37 den Verlauf des Widerstandes r längs der Basilarmembran abzuschätzen. Wir setzen die Werte für S_{ae} und m_{ae} in Gl. 37 ein

$$r = 2 \cdot D \cdot \sqrt{\frac{4,8 \cdot \sigma \cdot Q \cdot b_1^2 / c \left(1 + \frac{b_2}{b_1}\right)^2}{D^2 + 4\pi}}$$

Nach einfacher Umformung ergibt sich:

$$r = \frac{b_1^2}{(b_1 + b_2) \cdot c} \cdot 4,4 \cdot D \cdot \sqrt{\frac{\sigma \cdot Q}{D^2 + 4\pi}} \quad (38)$$

Damit sind alle Impedanzkomponenten bestimmt, und wir können dazu übergehen, die gesamte Impedanz mathematisch auszudrücken. Sie folgt aus der Gleichung

$$p \cdot b_1 = \frac{\partial^2 \bar{\eta}}{\partial t^2} m_{ae} + \frac{\partial \bar{\eta}}{\partial t} \cdot r + \bar{\eta} \cdot S_{ae} \quad (39)$$

Durch Ersetzen von η durch f und ausdividieren durch b_1 erhält man:

$$p = \frac{\partial^2 f}{\partial t^2} \cdot \frac{m_{ae}}{b_1^2} + \frac{\partial f}{\partial t} \cdot \frac{r}{b_1^2} + f \frac{S_{ae}}{b_1^2} \quad (40)$$

Zweckmäßig wird gesetzt:

$$\frac{m_{ae}}{b_1^2} = \sigma^* ; \frac{r}{b_1^2} = R_2 ; \frac{S_{ae}}{b_1^2} = \frac{1}{c} \quad (41)$$

Es folgt damit unter Beschränkung auf einfach harmonische Zeitfunktionen:

$$p = j\omega \frac{\partial f}{\partial t} \cdot \sigma^* + \frac{\partial f}{\partial t} R_2 - j \frac{1}{\omega} \cdot \frac{\partial f}{\partial t} \cdot \frac{1}{c} \quad (42)$$

Die Impedanz berechnet sich definitionsgemäß zu:

$$\mathcal{I} = \frac{p}{\frac{\partial f}{\partial t}} = R_2 + j \left(\omega \sigma^* - \frac{1}{\omega c} \right) \quad (43)$$

Um die Abhängigkeit der Impedanz vom Ort in der Schnecke auszudrücken, müssen zuerst die Werte von R_2 und σ^* eingesetzt werden:

$$\mathcal{I} = \frac{4,4 \cdot D}{(b_1 + b_2) \cdot \sqrt{c}} \cdot \sqrt{\frac{\sigma^* \cdot Q}{D^2 + 4\pi}} + j \left(\omega \frac{4,8 \cdot \sigma \cdot Q}{(b_1 + b_2)} - \frac{1}{\omega c} \right) \quad (44)$$

In der letzten Gleichung kann man die Klammer $(b_1 + b_2)$ als angenähert konstant betrachten, da b_2 nach anatomischen Angaben auf der ganzen Länge des Ductus cochlearis gleich bleibt und b_1 sich nur wie 1 zu 3 verändert; dabei ist b_1 bedeutend kleiner als b_2 . Das logarithmische Dämpfungsdekrement dürfte mit dem Abstand vom Schneckeneingang (ovales Fenster) zunehmen. Jedenfalls deuten darauf unter anderem die objektiven Versuche von G. v. Békésy (1, 4) und die subjektiven von Lüscher und Zwislocki. Dies hätte ein Wachsen von R_2 mit x zur Folge, wenn die Variation von D durch eine mindestens gleich starke Veränderung von \sqrt{c} nicht auskompensiert würde. So kann aber R_2 als angenähert konstant gelten und ebenso σ^* wegen der als konstant angenommenen Klammer $(b_1 + b_2)$. Lediglich die Nachgiebigkeit der Basilarmembran c hängt vom Ort in der Schnecke stark ab. Sie wurde im I. Kap. bestimmt durch die Funktion

$$c = c_0 \cdot e^{\beta x} \quad (45)$$

Die angeführte Erläuterung erlaubt die Bestimmungsgleichung für die Impedanz in folgender Form auszudrücken:

$$\mathcal{I} = R_2 + j \left(\omega \sigma^* - \frac{e^{-\beta x}}{\omega c_0} \right) \quad (46)$$

Dabei sind R_2 , σ^* und c_0 Konstanten.

4. Spezielle Differentialgleichung der Ohrschnecke.

Die spezielle Differentialgleichung der Schnecke ergibt sich aus der allgemeinen Gl. 13 durch Anwendung auf einfach harmonische Zeitfunktionen und Einführung des gefundenen Ausdruckes für die Impedanz des Ductus cochlearis.

Wir erhalten:

$$\frac{\partial^2 \Phi}{\partial x^2} = \frac{2}{F_0} \cdot \frac{j\omega \varrho + R_1}{R_2 + j \left(\omega \sigma^* - \frac{1}{\omega c} \right)} \cdot \Phi \quad (47)$$

Dies ist unabhängig vom Wert der Konstanten, also auch von ω eine Wellengleichung, falls R_2 nicht verschwindet. Wird dagegen R_2 zu Null und $\omega \sigma^* > \frac{1}{\omega c}$, so ändert sich der Charakter der Gleichung vollkommen. Darauf werden wir im nächsten Kapitel näher eingehen. An dieser Stelle sei dagegen erwähnt, daß Gl. 47 keine einfache allgemeine Lösung besitzt. Man muß daher versuchen, sie durch zulässige Vernachlässigungen zu vereinfachen. Dazu ist die Kenntnis der Zahlenwerte der Konstanten erforderlich. Diese folgen für ϱ , σ^* , F_0 und c unmittelbar aus den anatomischen Angaben und statischen Messungen von Békésy unter Zuhilfenahme der abgeleiteten Formeln. Die Dichten ϱ und σ können gleich der Wasserdichte gesetzt werden. Damit ergibt sich:

$$\sigma^* = 4,8 \frac{Q}{(b_2 + b_1)^2} \cong 0,7 \cdot \text{g/cm}^3 \quad (48)$$

Aus den Angaben des I. Kap. bestimmt sich die durchschnittliche Querschnittsfläche der Scala vestibuli und der Scala tympani zu ca. $F_0 = 8 \cdot 10^{-3} \text{ cm}^2$, die Nachgiebigkeit der Basilarmembran zu $c = 2 \cdot 10^{-10} \cdot e^{1,5 \cdot x} \frac{\text{cm}^4}{\text{dyn}}$.

Wesentlich schwieriger ist die Abschätzung von R_2 . Auf Grund der Gl. 38 und Gl. 41 kann man schreiben:

$$R_2 = \frac{4,4 \cdot D}{(b_1 + b_2) \cdot \sqrt{c}} \cdot \sqrt{\frac{\sigma \cdot Q}{D^2 + 4\pi}} \quad (49)$$

G. v. Békésy (1, 5) gibt für D Werte zwischen 1,4 und 1,8 an, somit im Durchschnitt 1,6. Für \sqrt{c} ergibt sich im Mittel $1,7 \cdot 10^{-4}$ und für $(b_1 + b_2) = 1,2 \cdot 10^{-1}$. Daraus berechnet sich der Reibungswiderstand des Ductus cochlearis zu

$$R_2 \cong 5 \cdot 10^3 \frac{\text{dyn. sek.}}{\text{cm}^4} \quad (50)$$

Der erhaltene Wert findet eine Bestätigung in den Ausführungen des IV. Kap., in welchen die Schwingungsbewegung in der Schnecke analysiert wird. Nun bleibt der Widerstand R_1 , der durch die Viskosität der Perilymphe zustandekommt, zu bestimmen. Er ergibt sich, wie schon erwähnt wurde, aus der Theorie der Experimente von *Poiseuille* (*H. Lamb*). Wenn u die durchschnittliche Durchflußgeschwindigkeit bedeutet, die unter der Einwirkung des Druckes p erreicht wird, können wir aus der erwähnten Theorie die Formel ableiten

$$R_1 \cdot l = \frac{8 \cdot l \cdot \mu}{a^2} \quad (51)$$

Darin bedeuten: l die Rohrlänge, a den Rohrradius und μ einen durch Viskosität bedingten Proportionalitätsfaktor; er beträgt für die Perilymphe nach *G. v. Békésy* (4)

$$\mu = 0,02 \frac{\text{dyn. sek.}}{\text{cm}^2}$$

Durch Einführung des Rohrquerschnittes F_0 gelangen wir zur Bestimmungsgleichung

$$R_1 = \frac{8 \cdot \pi \cdot \mu}{F_0} \quad (52)$$

Sie liefert einen Zahlenwert von $63 \frac{\text{dyn. sek.}}{\text{cm}^4}$. Der wirkliche Betrag wird wegen den Ungleichmäßigkeiten des Querschnittes der Schneckenkanäle etwas größer, so daß wir die erhaltene Zahl zu $100 \frac{\text{dyn. sek.}}{\text{cm}^4}$ abrunden. Übrigens ist die genaue Bestimmung von R_1 nicht notwendig, da es eine untergeordnete Rolle spielt.

Die berechneten Zahlenwerte der Konstanten können in Gl. 47 eingesetzt werden. Damit ergibt sich

$$\frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2} = \frac{2 \cdot 10^3}{8} \cdot \frac{j\omega + 100}{5 \cdot 10^3 + j \left(0,7 \cdot \omega - \frac{5 \cdot 10^9 \cdot e^{-1,5x}}{\omega} \right)} \cdot \phi \quad (53)$$

Die für das Hören wesentlichen Frequenzen liegen oberhalb 100 Hz., so daß $\omega > 628$ Hz. Gl. 53 zeigt, daß in diesem Fall der Widerstand R_1 vernachlässigbar ist. Die Zulässigkeit weiterer Vereinfachungen wird im nächsten Kapitel erläutert.

III. KAPITEL

Besprechung der wichtigsten Hörtheorien.

1. Allgemeines.

Schon im 17. Jahrhundert hat sich die Forschung mit der Mechanik der Ohrschnecke beschäftigt (*Ref. bei G. v. Békésy 3*). Seither sind mangels experimenteller Ergebnisse zahlreiche Hypothesen entstanden, die hauptsächlich die Klanganalyse im Ohr zu erklären versuchen, (*E. Waetzmann*). Diese Hypothesen, schlechthin Hörtheorien genannt, zerfallen in drei Gruppen. Zu der ersten Gruppe gehören diejenigen Hörtheorien, welche die Klanganalyse im Schalleitungsapparat lokalisieren; zu der zweiten diejenigen, welche die Klanganalyse in den nervösen Apparat verlegen. Die dritte Gruppe stellt eine Kombination zwischen den beiden erstgenannten dar. Laut ihr erfolgt auf mechanischem Wege eine grobe Klangauflösung und diese wird durch die nervösen Vorgänge verfeinert. Die Hypothesen vom letzten Typus haben in letzter Zeit, dank den Experimenten von *Békésy (1)*, stark an Bedeutung gewonnen. Auf die Hypothesen der zweiten Gruppe wird in dieser Arbeit nicht weiter eingegangen, da sie sich der exaktwissenschaftlichen Untersuchung vorläufig entziehen. Im übrigen ist es höchst unwahrscheinlich, daß die Tonfrequenzanalyse allein im nervösen Apparat stattfindet, da in diesem Fall der komplizierte Aufbau des Ohres ganz überflüssig erscheinen würde (*Békésy 1.*) Auch die Tatsache, daß die Nerven höchstens eine Frequenz von 1000 Hz. getreu weiter leiten können, spricht dagegen (*S. Stevens and H. Davis*). Ein neuer Anhaltspunkt zu Gunsten der peripheren Theorien wurde von *E. Lüscher* gegeben, der darauf hinwies, daß die Tonhöheabhängigkeit der Stapediusreflexe (einer der Mittelohrmuskeln) ebenfalls wenigstens für eine Voranalyse der Klänge unterhalb der Hirnrinde spricht. Von den Hörhypothesen der ersten Gruppe werden nur die Grundtypen berücksichtigt, auf die man alle anderen Hörhypothesen dieser Gruppe zurückführen kann.

2. Die Resonanztheorie.

Die Resonanztheorie wurde in ihrer klassischen Form von *Helmholtz* begründet. Sie bezweckt die Erklärung der im Ohr eintretenden scharfen Tonanalyse durch rein mechanische Vorgänge. Laut ihr sollten die Querfasern der Basilarmembran als Resonatoren dienen, und zwar die in der Nähe der Schneckenbasis gelegenen für hohe, die mehr entfernten für tiefere Töne. Demnach würde durch einen reinen Ton im wesentlichen nur ein eng be-

grenzter Abschnitt der Basilmembran, der gerade auf ihn abgestimmt ist, zu Schwingungen angeregt. Mit wachsender Frequenz würde sich das Schwingungsmaximum gegen die Schneckenbasis verschieben.

Die Resonanztheorie von *Helmholtz* stieß von Anfang an auf ein Hindernis, die starke Dämpfung des Ohres, die keine große Trennschärfe zuläßt. Der Einwand ist zwingender Natur und man muß ihn entkräften oder die *Helmholtz*'sche Theorie fallen lassen. Allerdings wurde versucht die große Dämpfung mit genügender Trennschärfe zu vereinbaren. Hauptsächlich hat sich *H. Jung* mit diesem Problem befaßt. Er ist der Meinung, die Funktionsweise einer mit Umschaltern ausgerüsteten elektrischen Anordnung auf das Innenrohr übertragen zu dürfen. Die Anordnung ist so zusammengesetzt, daß während der Einschwingzeit eines Serieresonanzkreises andere Dämpfungsverhältnisse als während des Ausschwingens herrschen. Die Dämpfungsänderung erfolgt durch Betätigung eines Schalters. Nun gibt es leider im Innenohr keine Schalter, die eine plötzliche Variation der Dämpfung ermöglichen würden. Die geometrischen und physikalischen Konstanten können dagegen durch Einwirken des Luftschalls allein nicht verändert werden, und somit bleibt auch die Dämpfung immer gleich. Übrigens ist es nicht notwendig, auf diese Hypothese von *Jung* näher einzugehen, da sie durch direkte Beobachtung der Schwingungsvorgänge in der Schnecke, die *v. Békésy* (1, 5) gelungen sind, gegenstandslos geworden ist. *v. Békésy* stellte fest, daß sich auf der Basilmembran ein verhältnismäßig flaches Schwingungsmaximum ausbildet, das im Einklang mit großer Dämpfung steht. Seine Ermüdungsversuche (*v. Békésy* 1) und auch die histologischen Befunde an künstlich geschädigten Innenohren (*K. Wittmaak*; *F. Siebenmann*; *N. Yoshii*; *G. v. Eicken*; *H. Hoeßli*; *H. Marx*; *L. Rüedi* und *W. Furrer*) führen zum gleichen Ergebnis.

Die klassische Resonanztheorie scheint aus den erwähnten Gründen nicht mehr haltbar zu sein. An ihre Stelle tritt der Vorschlag von *Békésy* (1), nach welchem nur eine grobe Voranalyse auf mechanischem Weg erfolgt und durch Kontrasterscheinungen im nervösen Apparat verfeinert wird. Dies schließt aber das Zustandekommen einer Resonanz nicht aus. Das Auftreten eines Schwingungsmaximums scheint vielmehr dafür zu sprechen. Um darüber Klarheit zu gewinnen, müssen noch andere Versuche und Überlegungen beigezogen werden.

Schon der *Helmholtz*'schen Resonanztheorie hat man vorgeworfen, daß ein so kleines Gebilde wie die Schnecke und besonders der Ductus cochlearis keine Resonatoren enthalten könnte, die auf die tieferen Frequenzen des hörbaren Bereiches ansprechen würden. Dieser Einwand hat durch die Modifikation der klassischen Theorie keine Schwächung erfahren. Er gewann sogar an Gewicht durch das folgende Experiment von *Békésy* (4). Nach Entfernung der Perilymphe aus der Schnecke, ließ *Békésy* auf die mit der Endolymphe belastete Basilmembran Luftschall einwirken. Es wurden Frequenzen von 20 Hz. bis 1000 Hz. verwendet. Die Beobachtung der Basilmembran zeigte,

daß sie bei Abwesenheit der Perilymphe im angegebenen Frequenzbereich auf ihrer ganzen Länge gleichphasig schwingt. Dadurch ist ein Auftreten der Resonanz ausgeschlossen, die eine Phasendifferenz von einer halben Periode gefordert hätte. Nun muß die Massenwirkung der Perilymphe, welche bereits *Helmholtz* berücksichtigte, in Erwägung gezogen werden. *Jung* versuchte diese Annahme mathematisch zu unterstützen, doch stieß er auf derart komplizierte Ausdrücke, daß er die Rechnung aufgab. Als Grundlage seiner Ausführungen benutzte er dabei ein Modell, das der Schnecke bei weitem nicht entspricht. Auf Grund einer elektrischen Nachbildung kommt er dagegen zu einer übersichtlichen Lösung, aus der man das Gegenteil ableiten kann. Die Ausführungen anderer Autoren, wie z. B. *O.F. Ranke* und *J. A. Reboul*, lassen eine Änderung der Impedanz der Basilarmembran durch die Perilymphe ebenfalls nicht erkennen. Damit im Einklang stehen die Differentialgleichungen des vorangehenden Kapitels. Zur gleichen Schlußfolgerung gelangt man übrigens durch eine einfache Überlegung. Der Ductus cochlearis stellt in der mathematischen Betrachtungsweise der Ohrschnecke eine *Grenzbedingung* dar. Diese muß *unabhängig* von der Beschaffenheit des umgrenzenden Mediums erfüllt werden.

Das Experiment von *Békésy*, in dem er feststellte, daß der Ductus cochlearis bis zu 1000 Hz. keine Resonanzerscheinungen aufweist, bietet eine Möglichkeit, die im II. Kapitel durchgeführte Impedanzberechnung zu kontrollieren. Es ergab sich:

$$J = R_2 + j \left(\omega \sigma^* - \frac{1}{\omega c} \right) \quad (1)$$

Der Ductus cochlearis weist die tiefste „Abstimmung“ in der Schneckenspitze auf. Für diese Stelle gelten folgende Zahlenwerte:

$$R_2 \cong 5 \cdot 10^3 \frac{\text{dyn} \cdot \text{sek.}}{\text{cm}^4}$$

$$\sigma^* \cong 0,7 \text{ g/cm}^3$$

$$c \cong 4 \cdot 10^{-8} \frac{\text{cm}^4}{\text{dyn.}}$$

Sie liefern durch Einsetzen in die Impedanzgleichung:

$$J = 5 \cdot 10^3 + j \left(0,7 \omega - \frac{2,5 \cdot 10^7}{\omega} \right) \quad (2)$$

Bei der Resonanzfrequenz $\frac{\omega_0}{2\pi}$ erreicht die Impedanz ihr Minimum und gleichzeitig verschwindet ihr Imaginärteil. Daraus bestimmt sich die Resonanzfrequenz zu:

$$V_0 = 950 \text{ Hz.}$$

In Übereinstimmung mit dem Experiment gelingt es somit auch, auf theoretischem Weg zu zeigen, daß bis zu etwa 1000 Hz. keine Resonanz auf dem Ductus cochlearis entstehen kann. Gleichzeitig gewinnt der gegen die modifizierte Resonanztheorie erhobene Einwand der ungenügenden Masse

eine neue Stütze und läßt an ihrer Richtigkeit zweifeln. Wie kommt denn aber die Frequenzanalyse zustande? Auf diese Frage gaben verschiedene Autoren auseinandergehende Antworten. Einige verzichteten überhaupt auf eigentliche Klangzerlegung, und so entstand die sog. *Schallbilder-Theorie*.

3. Die Schallbilder-Theorie.

Die klassische Schallbilder-Theorie stammt von *R. Ewald*. Sie entstand auf empirischem Weg aus Experimenten, die *Ewald* an ins Wasser eingetauchten, gespannten Membranen durchführte. Sie entspricht dem Wesen der Oberflächenwellen gut, bei denen die Dämpfung weitgehend vernachlässigt werden darf. Da in diesem Fall keine nennenswerte Dissipation stattfindet, bieten lediglich die starren Wände der Schwingungsausbreitung einen Einhalt. Dies führt zu Reflexionen und dadurch zur Ausbildung stehender Wellen. Je nach der Frequenz entstehen verschiedene Zahlen der Schwingungsbäuche, deren Gesamtheit ein Schwingungsbild oder ein Schallbild, wie es in der *Ewald'schen* Theorie genannt wird, ergibt. Die verschiedenen Schallbilder sollten durch die Nerven dem Zentrum zugeführt werden und dort den Eindruck eines bestimmten Tones oder Klanges ergeben.

Die Schallbilder-Theorie hat einen bedeutend kleineren Anklang gefunden als die Theorie von *Helmholtz*. Dies ist begreiflich, da sie eine der am meisten hervorstechenden Eigenschaften des Ohres, die scharfe Klanganalyse, nicht so eindeutig zu erklären vermag. Auch das Vorkommen von Ausfällen eines eng begrenzten Tonbereiches sog. Tonlücken bei bestimmten Schwerhörigkeiten und dementsprechende histologische Befunde (*F. Siebenmann; N. Yoshii; G. v. Eicken; H. Hoeßli; H. Marx; L. Rüedi und W. Furrer*) lassen sich schwer mit einer Theorie vereinbaren, die keine Lokalisation der hörbaren Frequenzen auf der Basilarmembran gestattet.

Es wurden Versuche unternommen, um unter Beibehaltung der *Ewald'schen* Wellenart das Entstehen eines örtlichen Hauptmaximums der Schwingungsamplitude zu erklären. Das Auftreten der Nebenmaxima mußte bei stehenden Wellen notwendigerweise zugelassen werden. Einen mathematischen Nachweis dafür hat *Reboul* gesucht. Bei seiner Rechnung vernachlässigt er die örtliche Änderung der Nachgiebigkeit der Basilarmembran, dem Verlauf des Kanalquerschnittes schreibt er dagegen eine wichtige Rolle zu. Als Resultat erhält er stehende Wellen, deren Länge und Amplitude mit dem Abstand vom ovalen Fenster zunimmt. Die Druckamplitude nimmt dagegen im ersten Schwingungsbauch den größten Wert an und sie ist nach *Reboul* für die Tonhöheempfindung maßgebend.

Die Wirksamkeit einer derartigen Frequenzanalyse, besonders bei zusammengesetzten Schallereignissen, dürfte nicht groß sein, da das Hauptmaximum der Druckamplitude die Nebenmaxima nicht wesentlich übertrifft. Zudem müßten stehende Wellen die Bevorzugung bestimmter Frequenzen zur Folge haben, was dem tatsächlichen Verhalten widerspricht. Gegen die stehenden

Wellen sprechen auch die Maskierungsversuche von *Fletcher*, die Hörschwellenmessungen nach vorangehender akustischer Ohrschädigung durch reine Töne von *L. Rüedi* und *W. Furrer* und vor allem die Experimente von *Békésy*, welche fortlaufende Wellen ergeben, die im Fall reiner Töne ein einziges örtliches Amplitudenmaximum aufweisen. Sie werden gegen die Schneckenspitze so stark abgedämpft, daß eine Reflexion kaum in Frage kommt. Zudem wirkt sich die mit dem Abstand vom ovalen Fenster zunehmende Nachgiebigkeit der Basilarmembran bedeutend stärker aus als die abnehmende Kanaltiefe, so daß die Wellen beim Fortschreiten gegen die Schneckenspitze immer kürzer werden.

4. Die Gleichrichter-Resonanztheorie von O. F. Ranke.

Das Buch (1), in dem Ranke seine Theorie erläutert, war vergriffen, und wir sahen uns deshalb gezwungen, unsere Besprechung auf zwei Abhandlungen (2; 3) dieses Autors zu beziehen.

Die Einwände, welche gegen die oben erwähnten Theorien erhoben wurden, haben *Ranke* dazu veranlaßt, einen vollkommen neuen Weg zu beschreiten. Seine Theorie berücksichtigt sowohl die hydrodynamischen Verhältnisse in der Schnecke, wie die örtlich variable Impedanz der Basilarmembran. Sie ergibt ein örtliches frequenzabhängiges Schwingungsmaximum ohne Berücksichtigung der Resonanzerscheinungen. Die Masse des Ductus cochlearis spielt somit eine sekundäre Rolle. Die Einschwingzeit dauert nur eine Schwingungsperiode und entspricht daher im wesentlichen den experimentellen Feststellungen.

Im einzelnen geht der Vorgang nach *Ranke* folgendermaßen vor sich: Die Wellen pflanzen sich vom ovalen Fenster gegen das Helicotrema fort; an einer durch die geometrischen und physikalischen Konstanten bedingten Stelle, welche gleichfalls frequenzabhängig ist, entsteht eine Unstetigkeit, die eine Reflexion hervorruft; dadurch kommen zwischen dem ovalen Fenster und der „Sprungstelle“ stehende Wellen zustande, mit ausgeprägtem Schwingungsmaximum unmittelbar vor der Sprungstelle.

Hier ergeben sich gewisse Unstimmigkeiten mit den von *Békésy* (2) durchgeführten Experimenten, welche fortlaufende Wellen aufzeigten. Seine graphischen Darstellungen lassen auch keinen Sprung im *Ranke'schen* Sinn erkennen. Der „Phasensprung“, von dem *Békésy* spricht, scheint einfach durch eine verhältnismäßig rasche Verkürzung der Wellenlänge beim Fortschreiten gegen das Helicotrema zu entstehen. Am Anfang der Schnecke ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit groß, daher hat man den Eindruck, daß im ersten Abschnitt die Basilarmembran sich mit der ovalen Fenstermembran in Phase bewegt. Nach einer halben Wellenlänge muß die Bewegung selbstverständlich gegenphasig erfolgen. Nach *Békésy* befindet sich an der Stelle des „Phasensprungs“ kein *Knotenpunkt* wie in der Darstellung von *Ranke*. Weitere Widersprüche ergeben sich aus der Betrachtung der Schneckenabmessungen. Wäh-

rend *Ranke* der Kanaltiefe eine wichtige Rolle zuschreibt, bewertet *Békésy* ihren Einfluß als unbedeutend.

Der in der Gleichrichter-Resonanztheorie beschriebene „Sprung“ stellt eine eigenartige Erscheinung dar, die bisher, meines Wissens, nirgends beobachtet werden konnte. Sie verdient daher eine eingehende Betrachtung. An der „Sprungstelle“ soll sich gleichzeitig die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Wellen und die Dämpfungskonstante plötzlich um einen ansehnlichen Betrag ändern. Ein derartiges Verhalten läßt sich sonst an Stellen beobachten, die eine sprunghafte Änderung der Impedanz aufweisen. In der Schnecke verläuft aber die Impedanz, sowohl in Beziehung auf den Ductus cochlearis, wie auf die Kanalabmessungen stetig. Es muß daher ein anderer Grund für die von *Ranke* erwähnte Unstetigkeit vorliegen. Tatsächlich ergibt sie sich aus einer Annahme, die notwendig war, um die mathematische Darstellung mit der nach *Ranke* wahrscheinlichsten Bewegungsform der Perilymphe zu vereinbaren, welche ihrerseits aus dem der Rechnung zugrundegelegten Ansatz resultiert. Dieser Ansatz lautet folgendermaßen:

$$F = \left[e^{-\beta y + \alpha x - j\alpha y - j\beta x} + e^{-\beta y - \alpha x - j\alpha y + j\beta x} \right] \cdot e^{j\omega t}$$

Er wird übersichtlicher, wenn man ihn etwas anders schreibt, nämlich:

$$F = e^{-\beta y + \alpha x} \cdot e^{j(\omega t - \alpha y - \beta x)} + e^{-\beta y - \alpha x} \cdot e^{j(\omega t - \alpha y + \beta x)}$$

Dabei sind die Koordinaten so gerichtet, daß die y -Achse parallel zur Kanalachse liegt und die x -Achse senkrecht zu der Basilarmembran steht. Die Funktion F stellt offensichtlich Wellen dar, welche sich längs der beiden Koordinatenachsen ausbreiten. Die Fortpflanzung längs der Basilarmembran erfolgt mit der Geschwindigkeit $\frac{\omega}{\alpha}$, diejenige ins Innere der Perilymphe mit der Ge-

schwindigkeit $\frac{\omega}{\beta}$. Nun kann die Flüssigkeit in Anwesenheit einer nachgiebigen Membran als inkompressibel gelten, sodaß die Fortpflanzungsgeschwindigkeit längs der x -Achse unendlich sein sollte. Dies kann aber nur für $\beta=0$ erfüllt werden. Damit würde die Funktion F die bei Behandlung der Oberflächenwellen übliche Form (*Lamb*) einnehmen. In der Darstellung von *Ranke* muß dagegen β von Null verschieden sein, da es gleichzeitig die Dämpfung der Oberflächenwellen ausdrückt, die im Fall der Schnecke sicher nicht verschwindet. Dies führt bei einer genügenden Frequenz zur Unterteilung der Perilymphe in Schichten, die sich in entgegengesetzten Richtungen bewegen. Um einen derartigen unwahrscheinlichen Vorgang zu verhindern, muß *Ranke* eine Unstetigkeit in der Wellenfortpflanzung annehmen. Ob die Natur das Problem auf gleiche Weise löst, erscheint fraglich. Mangels hinreichender Beweise wäre es daher vielleicht vorsichtiger, die Rechnung auf einem Ansatz aufzubauen, bei dem die Fortpflanzungsgeschwindigkeit ins Innere der Flüssigkeit nicht notwendigerweise umgekehrt proportional der Dämpfung von Oberflächenwellen wäre.

IV. KAPITEL

Schwingungsvorgänge in der Ohrschnecke.

Die dynamischen Vorgänge, die sich unter der Schalleinwirkung in der Schnecke abspielen, sind in den letzten Jahren durch *v. Békésy* experimentell eingehend untersucht worden. Doch fehlen noch vielfach die theoretischen Grundlagen. Als solche können die vorhandenen „Hörtheorien“ nicht gelten, da sie mit den Versuchsergebnissen nur teilweise oder gar nicht übereinstimmen. Zudem entstanden sie auf Grund hypothetischer Annahmen, die in vielen Fällen nicht erfüllt sind. Es muß daher eine genauere Analyse der in der Schnecke herrschenden Verhältnisse unter Berücksichtigung der bereits vorliegenden anatomischen und physiologischen Kenntnisse stattfinden. Nur so kann Klarheit über die festgestellten dynamischen Vorgänge gewonnen werden.

Die nachfolgenden Ausführungen stützen sich auf die im II. Kapitel dieser Arbeit abgeleiteten Differentialgleichungen und quantitativen Angaben. Damit der Einfluß der wichtigsten Faktoren deutlich zum Vorschein kommt, wird jedem ein besonderer Abschnitt gewidmet. Zuerst erfolgt eine allgemeine Untersuchung der Auswirkung der Impedanz vom Ductus cochlearis unter besonderer Hervorhebung der Masse. Der nächste Abschnitt behandelt die Schwingungsvorgänge bei Vernachlässigung der Flüssigkeitsreibung und aller Impedanzkomponenten außer der Nachgiebigkeit. In weiteren Abschnitten werden die Flüssigkeitsreibung und die Dämpfung des Ductus cochlearis wieder eingeführt. Damit erscheint das Schwingungsbild in Uebereinstimmung mit den Versuchsergebnissen als nahezu vollständig.

1. Allgemeine Betrachtung über die Auswirkung der Impedanz des Ductus cochlearis

Eine prinzipielle Analyse der Schwingungsvorgänge in einem schneckenähnlichen Gebilde kann auf Grund der im II. Kapitel abgeleiteten Differentialgleichung 13 erfolgen, welche bei Beschränkung auf gegenüber dem Kanalquerschnitt große Wellenlängen allgemeine Gültigkeit besitzt. Die erwähnte Differentialgleichung lautet:

$$\frac{\partial^2 \Phi}{\partial x^2} = 2 \frac{\varrho}{F_0 \cdot \mathcal{T}} \cdot \frac{\partial \Phi}{\partial t} + 2 \frac{R_1}{F_0 \cdot \mathcal{T}} \Phi \quad (1)$$

Sie nimmt für einfach harmonische Zeitfunktionen die folgende Form an:

$$\frac{\partial^2 \Phi}{\partial x^2} = 2 \frac{1}{F_0 \cdot \mathcal{T}} \cdot (j \omega \varrho + R_1) \cdot \Phi \quad (2)$$

Es wurde im II. Kapitel auf Grund der Gl. 53 gezeigt, daß die durch R_1 ausgedrückte Flüssigkeitsreibung in erster Näherung zu vernachlässigen ist. Somit läßt sich schreiben:

$$\frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2} = 2j\omega \frac{\rho}{F_0} \cdot \frac{1}{\mathcal{T}} \cdot \phi \quad (3)$$

Die genauen Lösungen der letzten Gleichung sind stark von der mit x -variablen Impedanz \mathcal{T} abhängig; daher können sie nur für definierte Funktionen $\mathcal{T}(x)$ gefunden werden. Da wir aber zuerst die Impedanz des Ductus cochlearis nicht festlegen wollen, müssen wir nach einer ausreichenden Näherungslösung suchen. Dazu kann man voraussetzen, daß \mathcal{T} sich mit x sehr schwach verändert, sodaß es auf kurzen Strecken dx als konstant betrachtet werden kann. In diesem Fall können die Ableitungen von \mathcal{T} gegenüber den Ableitungen von ϕ vernachlässigt werden. Die Lösungen der Gl. 3 lassen sich dadurch auf den Ansatz

$$\phi = A_\phi \cdot e^{r \cdot x} \quad (4)$$

zurückführen. Die Konstante r berechnet sich durch Einsetzen in die Differentialgleichung zu

$$r = \pm \sqrt{2j\omega \frac{\rho}{F_0} \cdot \frac{1}{\mathcal{T}}} \quad (5)$$

In der Schnecke kommt keine nennenswerte Reflexion zustande; somit kann das $+$ Zeichen, das für die reflektierte Welle gilt, weggelassen werden.

Nun läßt sich für die Impedanz ganz allgemein einsetzen:

$$\mathcal{T} = a + j\gamma \quad (6)$$

Dabei bezeichnet a den Reibungswiderstand, muß also positiv sein; γ setzt sich aus Masse und Steifigkeit zusammen und ist frequenzabhängig; es nimmt sowohl positive wie negative Werte an.

Der Definitionsausdruck 6 in die Bestimmungsgleichung 5 eingesetzt liefert:

$$r = - \sqrt{2\omega \frac{\rho}{F_0}} \cdot \sqrt{\frac{\gamma + ja}{\gamma^2 + a^2}} \quad (7)$$

oder nach Trennung des imaginären und reellen Teiles:

$$r = - \sqrt{\frac{\omega \rho}{F_0(\gamma^2 + a^2)}} \cdot \left[\sqrt{\gamma^2 + a^2} + \gamma + j \sqrt{\gamma^2 + a^2} - \gamma \right] \quad (8)$$

Ersetzt man in Gl. 4 das Potential ϕ durch den Druck $p = \rho \frac{\partial \phi}{\partial t}$, so gelangt man zum Ausdruck:

$$p = A \cdot e^{- \sqrt{\frac{\omega \rho (\sqrt{\gamma^2 + a^2} + \gamma)}{F_0(\gamma^2 + a^2)}} \cdot x} \cdot e^{j\omega \left(t - \sqrt{\frac{\rho (\sqrt{\gamma^2 + a^2} - \gamma)}{\omega F_0(\gamma^2 + a^2)}} x \right)} \quad (9)$$

Er stellt unabhängig vom Wert von γ fortlaufende Wellen dar, solange α und damit die Reibung von Null verschieden ist. Die Amplitude dieser Wellen klingt beim Fortschreiten längs der x -Achse allmählich ab. Beim negativen γ erfolgt der Amplitudenabfall verhältnismäßig langsam. Bei Positivem γ nimmt er rasch zu. Ist dagegen $\alpha = 0$ und zugleich γ negativ, so findet kein Absinken der Amplitude statt. Wächst γ zu positiven Werten an, so hört in diesem Fall die Wellenfortpflanzung auf, oder vielmehr erfolgt sie mit einer unendlich großen Geschwindigkeit, sodaß der ganze Membranteil mit positiven γ -Werten gleichphasig schwingt. Negatives γ bedeutet eine Impedanz mit vorwiegender Steifigkeitskomponente, positives γ dagegen eine Impedanz mit hervortretender Masse. Wenn also die Impedanz ähnlich wie in der Schnecke beim Fortschreiten längs der x -Achse von der Elastizität zur Masse stetig übergeht, pflanzen sich die Wellen nur im ersten Teil bis zu der Resonanzstelle fort. In weiteren Abschnitten bewegt sich die Membran gleichphasig, wobei die Schwingungsamplitude mit wachsender Entfernung von der kritischen Stelle rasch abnimmt.

Ein ähnliches Verhalten wurde von *Jung* für eine elektrische Schneckenachbildung erhalten. In der wirklichen Schnecke, in der starke Reibung auftritt, kann es jedoch nicht eintreten. Hier hat man vor der Resonanzstelle sowohl wie nach ihr mit fortlaufenden Wellen zu tun. Dabei verhält sich, wie es Gl. 9 zeigt, die Wellenlänge stetig. *An der Resonanzstelle scheint überhaupt keine Unstetigkeit aufzutreten. Dementsprechend besteht kein Grund zur Annahme, daß dort eine Reflexion entsteht.* Man muß ebenfalls betonen, daß an der Resonanzstelle keine Amplitudenerhöhung des Schalldruckes auftritt.

Der Druckverlauf in der Schnecke hat sich bisher der Messung entzogen. Es ist somit nicht möglich, die theoretischen Ergebnisse, welche den Amplitudenverlauf betreffen, durch experimentelle Befunde zu belegen. Diese Möglichkeit wird dafür bei der Behandlung der Membranschwingungen geboten. Wir wollen sie daher näher betrachten.

Die Ausbauchung der Membran ergibt sich nach dem II. Kapitel aus der Gleichung 8

$$p = \mathcal{J} \frac{\partial f}{\partial t}$$

Für einfache Kreisfunktionen der Zeit erhalten wir somit:

$$f = p \frac{1}{j\omega \mathcal{J}} \quad (10)$$

Die Phasenbeziehung zwischen dem Druck und der Membranausbauchung ist vom geringen Interesse. Die Wellenlänge der Membranschwingungen muß sich gleich wie die Druckwellenlänge verhalten, die eben besprochen wurde. Es bleibt somit nur den Amplitudenverlauf zu diskutieren. Dazu genügt es zu schreiben:

$$\hat{f} = \frac{B^*}{J} \cdot \hat{p} \quad (11)$$

mit $J = |\mathcal{J}| = \sqrt{\gamma^2 + \alpha^2}$ und \hat{f} , \hat{p} = Amplitude.

Unter Berücksichtigung der Gl. 9 erhält man:

$$\hat{f} = \frac{B}{\sqrt{\gamma^2 + a^2}} \cdot e^{-\sqrt{\frac{\omega Q (\gamma^2 + a^2 + \gamma)}{F_0 (\gamma^2 + a^2)}} \cdot x} \quad (12)$$

Bei Beschränkung auf ähnliche Verhältnisse wie in der Schnecke, bleibt a von x unabhängig und γ steigt von negativen Werten zu den Positiven an. Daher muß der Absolutwert der Impedanz zuerst abnehmen, um nach Überschreiten der Resonanzstelle wieder zu wachsen. Dies würde einen Anstieg der Amplitude im ersten Abschnitt und einen Abfall im zweiten erfordern. Ein solches Verhalten wird für die sich hinter der Resonanzstelle befindenden Membranteile durch den negativen Exponenten unterstützt. Daher läßt sich mit Sicherheit feststellen, daß die Wellenamplitude nach Durchlaufen der Resonanzstelle stark abnimmt. Der Amplitudenverlauf in den Teilen, die eine vorwiegend elastische Impedanz aufweisen, läßt sich dagegen nicht sofort überblicken, da hier der Exponent der erwähnten Amplitudenzunahme entgegenwirkt.

Mit Rücksicht auf die Resonanztheorie und den von *Békésy* festgestellten Wellenverlauf ist es vor allem wichtig festzustellen, ob sich ebenfalls auf theoretischem Weg ein Amplitudenmaximum der Basalmembranschwingungen ergibt und an welcher Stelle es auftreten soll. Das Maximum wird durch das Verschwinden der ersten Ableitung von f nach x aufgezeigt, welche aus Gleichung 12 folgt zu:

$$\begin{aligned} \frac{\partial \hat{f}}{\partial x} = & -\frac{\gamma}{J^3} \cdot \frac{\partial \gamma}{\partial x} - \frac{1}{J^3} \sqrt{\frac{\omega Q}{F_0}} \left[J^2 \sqrt{J + \gamma} \right. \\ & \left. + \frac{1}{2} \sqrt{J + \gamma} \cdot (J - 2\gamma) x \frac{\partial \gamma}{\partial x} \right] \end{aligned} \quad (13)$$

Für das Amplitudenmaximum muß gelten:

$$\gamma \cdot \frac{\partial \gamma}{\partial x} = - \sqrt{\frac{\omega Q}{F_0}} \left[J^2 \cdot \sqrt{J + \gamma} + \frac{1}{2} \sqrt{J + \gamma} \cdot (J - 2\gamma) \cdot x \cdot \frac{\partial \gamma}{\partial x} \right] \quad (14)$$

Die rechte Seite dieses Ausdruckes muß negativ sein, da sie die Ableitung des Exponenten der Gl. 12 darstellt. Somit kann die Bedingung für das Maximum in Übereinstimmung mit vorangehender Ausführung nur bei negativem γ erfüllt werden, da der Differentialquotient immer positiv bleibt. Wir setzen daher:

$$\gamma = -\delta \quad \text{und} \quad \frac{\partial \gamma}{\partial x} = \varepsilon \cdot \delta \quad (15)$$

wobei $|\varepsilon|$ nach Voraussetzung eine kleine Zahl bedeutet. Die eingeführte Bezeichnung ergibt:

$$-\frac{\delta^2}{J} \cdot \varepsilon = - \sqrt{\frac{\omega Q}{F_0}} \cdot \left[J \cdot \sqrt{J - \delta} + \frac{1}{2} \sqrt{J - \delta} \cdot \frac{J + 2\delta}{J} \cdot x \cdot \delta \cdot \varepsilon \right] \quad (16)$$

Da $|\varepsilon|$ sehr klein ist, kann die letzte Gleichung nur dann erfüllt werden, wenn J sich von δ nur wenig unterscheidet. In diesem Fall kann Gl. 16 näherungsweise vereinfacht werden. Man erhält:

$$\varepsilon = \sqrt{\frac{\omega \varrho}{F_0}} \cdot \sqrt{J - \delta} \cdot \left(1 + \frac{3}{2} \cdot \varepsilon \cdot x\right) \quad (17)$$

Unter Berücksichtigung der Definition von J gelangt man zu der Gleichung:

$$\varepsilon = \sqrt{\frac{\omega \varrho}{F_0}} \cdot \sqrt{\delta \sqrt{1 + \frac{a^2}{\delta^2}} - \delta} \cdot \left(1 + \frac{3}{2} \cdot \varepsilon \cdot x\right) \quad (18)$$

Die Wurzel $\sqrt{1 + \frac{a^2}{\delta^2}}$ läßt sich nach Potenzen von $\frac{a^2}{\delta^2}$ entwickeln. Unterscheidet sich δ wenig von J , so muß a viel kleiner als δ sein. Die Potenzreihe kann daher schon nach dem zweiten Glied abgebrochen werden. Damit ergibt sich schließlich nach einfacher Umformung der Gl. 18

$$\delta = a^2 \frac{\omega \varrho}{2F_0} \left[\frac{1}{\varepsilon} + \frac{3}{2} \cdot x \right]^2 \quad (19)$$

Aus dem letzten Ausdruck läßt sich sofort ablesen, daß die Ableitung $\frac{\partial f}{\partial x}$ unabhängig von x nur dann verschwinden kann, wenn δ gegenüber a groß ist. Dementsprechend befindet sich das Schwingungsmaximum an einer Stelle, wo $\delta \gg a$. Nur wenn a , d. h. die Reibung verschwindet, entfällt das Schwingungsmaximum auf die Resonanzstelle ($\delta = 0$). Es genügt aber, daß a nur um wenig von Null abweicht, damit δ große Werte annimmt, da der Faktor $\frac{\omega \varrho}{2F_0}$ im allgemeinen die Größenordnung von ω übersteigt. Je größer δ , desto mehr entfernt sich das Schwingungsmaximum von der Resonanzstelle in das Gebiet des elastischen Widerstandes.

Die durchgeführte Rechnung gilt streng nur für eine Membran mit örtlich nahezu konstanter Impedanz. Es läßt sich jedoch leicht zeigen, daß ihr Ergebnis auch für Membranen mit örtlich stark variabler Impedanz gilt. Dazu muß man vorerst erwähnen, daß das Schwingungsmaximum sich mit wachsender Reibung (a) immer mehr von der Resonanzstelle entfernt, wie dies aus der Gl. 19 folgt. Die Wirkung der Reibung besteht hauptsächlich darin, daß sie die Druckamplitude beim Fortschreiten der Wellen abdämpft. Bei fehlender Reibung bleibt diese Amplitude laut der Näherungslösung der Differentialgleichung 3 bis zur Resonanzstelle konstant. Genaue Lösungen, die in den nachfolgenden Abschnitten für Spezialfälle der Schneckendifferentialgleichung angegeben sind, zeigen dagegen, daß sogar bei Abwesenheit der Reibung die Druckamplitude mit abnehmender Impedanz abklingt. Daher wirkt sich die genaue Lösung im Verhältnis zur Gl. 19 in ähnlicher Weise,

wie eine Vergrößerung der Reibung. Wir gelangen damit zur Schlußfolgerung, daß in Wirklichkeit das Schwingungsmaximum einer ähnlich der Basilmembran gearteten Membran noch weiter von der Resonanzstelle entfernt wird, als es aus der Gl. 19 folgt.

Auf Grund der durchgeführten Überlegungen lassen sich die Versuche von Békésy erklären, die ein Schwingungsmaximum an der Basilmembran für Frequenzen erwiesen, bei denen die Basilmembran überhaupt keine Resonanzerscheinungen zeigt. Das Schwingungsmaximum trat ebenfalls in Modellversuchen auf, bei welchen die Belastung der Membran durch die Masse des Ductus cochlearis ausblieb.

Die erwähnten Versuche in Verbindung mit unseren Ausführungen ergeben die Schlußfolgerung: *die Resonanz ist für das Entstehen des Schwingungsmaximums in der Schnecke unwesentlich; das Schwingungsmaximum tritt selbst bei völliger Vernachlässigung der Membranmasse auf.*

Der geringe Einfluß der Masse des Ductus cochlearis auf den Ablauf der Schwingungsvorgänge in der Schnecke gestattet eine weitgehende Vereinfachung der im II. Kapitel abgeleiteten Differentialgleichungen dadurch, daß diese Masse fortgelassen werden kann. Davon wird in den nachfolgenden Abschnitten Gebrauch gemacht.

2. Schwingungsform der Basilmembran bei Vernachlässigung der Reibung

Die Ausführungen des vorangehenden Abschnittes wurden in möglichst allgemeiner Form gehalten, um die Sicherheit zu gewinnen, daß die erhaltenen Schlußfolgerungen nicht an ganz spezifische Bedingungen gebunden sind. Nachdem es auf diese Weise gelang, das Grundlegendste über die Wellenfortpflanzung in der Schnecke auszusagen, kann man sich jetzt einer mehr detaillierten Betrachtung widmen.

Zuerst soll der Wellenverlauf bei Vernachlässigung der Reibung, d. h. sowohl der Flüssigkeitsreibung wie der Membrandämpfung analysiert werden. Neben den Kanalabmessungen und der Dichte der Perilymphe spielt somit nur noch die Nachgiebigkeit der Basilmembran eine Rolle. Sie wird jetzt den wirklichen Verhältnissen angepaßt.

Wir gehen von der speziellen Differentialgleichung der Ohrschnecke (II. Kap.) aus. Es folgt somit unter Berücksichtigung der erwähnten Vernachlässigungen:

$$\frac{\partial^2 \Phi}{\partial x^2} = - \frac{2}{F_0} \cdot \omega^2 \cdot \varrho \cdot c \cdot \Phi \quad (20)$$

oder nach Einführung der im I. Kap. aus Messungen von G. v. Békésy bestimmten Funktion für die Nachgiebigkeit der Basilmembran und Ersetzung des Potentials Φ durch den Schalldruck p :

$$\frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + \omega^2 \frac{2\varrho \cdot c_0}{F_0} \cdot e^{\beta x} \cdot p = 0 \quad (21)$$

Die letzte Gleichung kann am einfachsten gelöst werden, wenn man darin setzt:

$$\xi = e^{\beta x}$$

Damit erhält man:

$$\frac{\partial^2 p}{\partial \xi^2} + \frac{1}{\xi} \cdot \frac{\partial p}{\partial \xi} + \frac{\omega^2}{\beta^2} \cdot \frac{2\rho c_0}{F_0} \cdot \frac{1}{\xi} \cdot p = 0, \quad (22)$$

eine Differentialgleichung, welche zu Zylinderfunktionen nullter Ordnung führt (*Jahnke und Emde*). Ihre allgemeine Lösung mit Berücksichtigung der Zeitfunktion ergibt sich zu:

$$p = \left[A \cdot H_0^{(1)} \left(\frac{\omega}{a} \cdot \sqrt{\xi} \right) + B H_0^{(2)} \left(\frac{\omega}{a} \sqrt{\xi} \right) \right] \cdot e^{j\omega t} \quad (23)$$

mit

$$\frac{1}{a} = \frac{2}{\beta} \sqrt{\frac{2\rho c_0}{F_0}}$$

Dabei bedeuten $H_0^{(1)}$ und $H_0^{(2)}$ die beiden konjugiert komplexen *Hankel*-schen Funktionen (*Jahnke und Emde*). Sie können definiert werden durch die Ausdrücke:

$$H_0^{(1)}(\xi) = J_0(\xi) + jN_0(\xi), \quad (24a)$$

$$H_0^{(2)}(\xi) = J_0(\xi) - jN_0(\xi), \quad (24b)$$

in welchen J_0 die *Bessel*'sche Funktion nullter Ordnung und N_0 die *Neumann*-sche Funktion gleicher Ordnung darstellen. Durch Einführung der Ausdrücke 24a, b in Gl. 23 ergibt sich:

$$p = \left[A \cdot J_0 \left(\frac{\omega}{a} \sqrt{\xi} \right) + jAN_0 \left(\frac{\omega}{a} \sqrt{\xi} \right) + BJ_0 \left(\frac{\omega}{a} \sqrt{\xi} \right) - jBN_0 \left(\frac{\omega}{a} \sqrt{\xi} \right) \right] \cdot e^{j\omega t} \quad (25)$$

Nun müssen die Konstanten A und B aus den Randbedingungen bestimmt werden. Dazu kann man annehmen, daß in der Schneckenspitze wegen der direkten Verbindung der Scala tympani mit der Scala vestibuli durch das Helicotrema der Schalldruck von der Zeit unabhängig verschwindet. An der Schneckenbasis wird dagegen die horizontale Geschwindigkeit u und somit $\frac{\partial p}{\partial x}$ verschwinden, da der Abschluß mit der harten Membran des ovalen Fensters eine nahezu vollständige Reflexion erfordert. Leider ist für $x = 0$ die neue Variable ξ von Null verschieden, was die Bestimmung der Konstanten erschwert. Würde nämlich das Argument der *Neumann*'schen Funktion gegen Null streben, so würde sie unendliche Werte annehmen. In dem Fall müßte man sie aus der Gl. 25 durch Gleichsetzen der Konstanten A u. B wegschaffen. Die Konstante A hinge dann nur von der Schwingungsamplitude

und der Phase im Zeitpunkt $t = 0$ ab. Kann aber das Argument, wie in unserem Fall, nicht Null werden, so kommt sowohl die *Bessel'sche* wie die *Neumann'sche* Funktion in Betracht und die Bestimmung der Konstanten muß auf einem anderen Weg geschehen. Zuerst bildet man aus Gl. 25 die Ableitung von p nach x :

$$\begin{aligned} \frac{\partial p}{\partial x} = & \left[-A \frac{\omega}{a} \frac{\partial \sqrt{\xi}}{\partial x} \cdot J_1 \left(\frac{\omega}{a} \sqrt{\xi} \right) - jA \frac{\omega}{a} \frac{\partial \sqrt{\xi}}{\partial x} N_1 \left(\frac{\omega}{a} \sqrt{\xi} \right) \right. \\ & \left. - B \frac{\omega}{a} \frac{\partial \sqrt{\xi}}{\partial x} \cdot J_1 \left(\frac{\omega}{a} \sqrt{\xi} \right) + jB \frac{\omega}{a} \frac{\partial \sqrt{\xi}}{\partial x} \cdot N_1 \left(\frac{\omega}{a} \sqrt{\xi} \right) \right] \cdot e^{j\omega t} \end{aligned} \quad (26)$$

Dabei bedeuten J_1 und N_1 Zylinderfunktionen erster Ordnung. Für den Schneckenanfang muß nach Voraussetzung gelten:

$$\begin{aligned} \frac{\partial p}{\partial x} = 0 = & A \cdot J_1 \left(\frac{\omega}{a} \sqrt{\xi_0} \right) + jA N_1 \left(\frac{\omega}{a} \sqrt{\xi_0} \right) + B J_1 \left(\frac{\omega}{a} \sqrt{\xi_0} \right) - \\ & - jB N_1 \left(\frac{\omega}{a} \sqrt{\xi_0} \right) \end{aligned} \quad (27)$$

Die Konstanten A und B können komplex sein, sodaß man zweckmäßig setzt:

$$A = a_1 + ja_2 \quad B = b_1 + jb_2 \quad (28)$$

wobei a_1, a_2, b_1 und b_2 reell sind. Durch Substitution in Gl. 27 und bei Berücksichtigung, daß sowohl J_1 wie N_1 immer reell bleiben, erhält man:

$$a_1 J_1 \left(\frac{\omega}{a} \sqrt{\xi_0} \right) - a_2 N_1 \left(\frac{\omega}{a} \sqrt{\xi_0} \right) + b_1 J_1 \left(\frac{\omega}{a} \sqrt{\xi_0} \right) + b_2 N_1 \left(\frac{\omega}{a} \sqrt{\xi_0} \right) = 0 \quad (29a)$$

$$j \left[a_2 J_1 \left(\frac{\omega}{a} \sqrt{\xi_0} \right) + a_1 N_1 \left(\frac{\omega}{a} \sqrt{\xi_0} \right) + b_2 J_1 \left(\frac{\omega}{a} \sqrt{\xi_0} \right) - b_1 N_1 \left(\frac{\omega}{a} \sqrt{\xi_0} \right) \right] = 0 \quad (29b)$$

Nimmt man von der Zeitfunktion $e^{j\omega t}$ nur den reellen Teil, so muß der Ausdruck 29b unabhängig von ξ verschwinden, da der Druck p und somit $\frac{\partial p}{\partial x}$ eine reelle Größe darstellt. Das wird gewährleistet, wenn

$$b_1 = a_1, \quad b_2 = -a_2 \quad (30)$$

Die letzte Bestimmung erlaubt die Konstanten b_1 und b_2 aus der Gl. 29a wegzuschaffen. Daraus ergibt sich:

$$a_1 = a_2 \frac{N_1 \left(\frac{\omega}{a} \sqrt{\xi_0} \right)}{J_1 \left(\frac{\omega}{a} \sqrt{\xi_0} \right)} \quad (31)$$

Mit Gl. 31 sind alle Konstanten in Funktion von a_2 ausgedrückt. Die erhaltenen Werte können in Gl. 25 eingesetzt werden und ergeben:

$$p = 2a_2 \left[\frac{N_1 \left(\frac{\omega}{a} \sqrt{\xi_0} \right)}{J_1 \left(\frac{\omega}{a} \sqrt{\xi_0} \right)} \cdot J_0 \left(\frac{\omega}{a} \sqrt{\xi} \right) - N_0 \left(\frac{\omega}{a} \sqrt{\xi} \right) \right] \cdot e^{j\omega t} \quad (32)$$

Wie schon erwähnt wurde, muß der Druck p am Helicotrema identisch verschwinden. An dieser Stelle sei $x = l$ und dementsprechend $\xi = \xi_l$. Damit erhält man:

$$\frac{N_1 \left(\frac{\omega}{a} \sqrt{\xi_0} \right)}{J_1 \left(\frac{\omega}{a} \sqrt{\xi_0} \right)} = \frac{N_0 \left(\frac{\omega}{a} \sqrt{\xi_l} \right)}{J_1 \left(\frac{\omega}{a} \sqrt{\xi_l} \right)} \quad (33)$$

oder nach Einführung der Werte für $\sqrt{\xi_0}$ und $\sqrt{\xi_l}$:

$$\frac{N_1 \left(\frac{\omega}{a} \right)}{J_1 \left(\frac{\omega}{a} \right)} = \frac{N_0 \left(\frac{\omega}{a} \cdot e^{\beta/2 l} \right)}{J_0 \left(\frac{\omega}{a} \cdot e^{\beta/2 l} \right)} \quad (34)$$

Die letzte Gleichung liefert die Werte von ω , welche Gl. 32 erfüllen und durch 2π dividiert die Eigenfrequenzen der Ohrschnecke ergeben. Sie läßt sich auf die Form bringen:

$$\frac{N_1(k\xi)}{J_1(k\xi)} = \frac{N_0(\xi)}{J_0(\xi)} \quad (35)$$

Ihre Wurzeln sind nach *Rendulic* (Zit. bei *Jahnke* und *Emde*) bestimmt durch die Formel:

$$\xi = \frac{n-0,5}{k-l} \pi (1 + \alpha) \quad (36)$$

Die zugehörigen Werte von α können einem Diagramm entnommen werden. Nach einfacher Umformung erhält man die Bestimmungsgleichung für die Eigenfrequenzen der Schnecke ν_n :

$$\nu_n = \frac{a}{2} (1 + \alpha) \frac{n-0,5}{e^{\beta/2 l} - 1} \quad (37)$$

Die Eigenfrequenzen selbst berechnen sich unter Berücksichtigung der im II. Kapitel bestimmten Schneckenkonstanten zu:

- $\nu_1 - 96,5 \text{ Hz.}$
- $\nu_2 - 224 \text{ Hz.}$
- $\nu_3 - 367 \text{ Hz.}$
- $\nu_4 - 496 \text{ Hz.}$
- $\nu_5 - 628 \text{ Hz.}$
- $\nu_6 - 760 \text{ Hz.}$
- \vdots
- \vdots

Der Amplitudenverlauf des Schalldruckes für $\nu_4 = 496$ Hz. ist in Abb. 11 wiedergegeben. Den Amplitudenverlauf der Basilarmembranschwingungen entsprechend der Gleichung

$$f = c_0 e^{\beta x} \cdot p \quad (38)$$

stellt Abb. 12 dar. Man erkennt an ihr stehende Wellen, welche der Schallbildertheorie von *Ewald* entsprechen. In Wirklichkeit wird jedoch die Ausbildung solcher Wellen durch die Reibung verhindert, welche in den nächsten Abschnitten ihre Berücksichtigung findet.

3. Einfluß der Flüssigkeitsreibung

Um die Wirkung der Flüssigkeitsreibung auf die Wellenausbreitung in der Schnecke zu analysieren, kann man wieder von der speziellen Differentialgleichung der Schnecke (II. Kap. Gl. 47) ausgehen. Bei Vernachlässigung der Masse des Ductus cochlearis und der Membrandämpfung erhält man dementsprechend:

$$\frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + (\varrho \omega^2 - jR_1 \omega) \frac{2c_0}{F_0} \cdot e^{\beta x} \cdot p = 0 \quad (39)$$

Die Lösung erfolgt ähnlich wie im vorangehenden Abschnitt bezüglich der Gl. 21 und führt zu Zylinderfunktionen des gleichen Typus. Lediglich die Randbedingungen werden jetzt anders festgelegt. Wir setzen nämlich voraus, daß keine Reflexion am Helicotrema erfolge. Dies könnte tatsächlich im Fall einer sehr starken Reibung für genügend hohe Frequenzen eintreten, da die Wellen vor dem Erreichen der Schneckenspitze vollständig abgedämpft würden. In der Schnecke, wo die Flüssigkeitsreibung laut den Angaben des II. Kap. nur eine geringe Rolle spielt, kann unsere Annahme nicht zutreffen. Da jedoch die Rechnung ohne Berücksichtigung der Membrandämpfung den wirklichen Verhältnissen ohnehin nicht entspricht, werden wir sie trotzdem beibehalten. Dadurch kommen nämlich die charakteristischen Erscheinungen besser zum Vorschein. Man kann sich dabei die Schnecke als unendlich lang vorstellen.

Wenn man von der reflektierten Welle absieht, lautet die Lösung der Differentialgleichung 39:

$$p = B \cdot H_0^{(2)} \left(\frac{2}{\beta} \cdot \sqrt{\varrho \omega^2 - jR_1 \omega} \cdot \sqrt{\frac{2c_0}{F_0}} \cdot e^{\frac{\beta}{2} \cdot x} \right) \quad (40)$$

wobei $H_0^{(2)}$ wie vorhin die *Hankel'sche* Funktion zweiter Art und nullter Ordnung darstellt. Diese Funktion verschwindet für unendlich große Argumente mit negativem Imaginärteil, entspricht somit den angenommenen Verhältnissen.

Die allgemeine Lösung enthält noch die *Hankel'sche* Funktion erster Art: $H_0^{(1)}$. Diese strebt aber mit zunehmendem Argument mit negativem Imaginärteil gegen Unendlichkeit, ist somit im betrachteten Fall unbrauchbar.

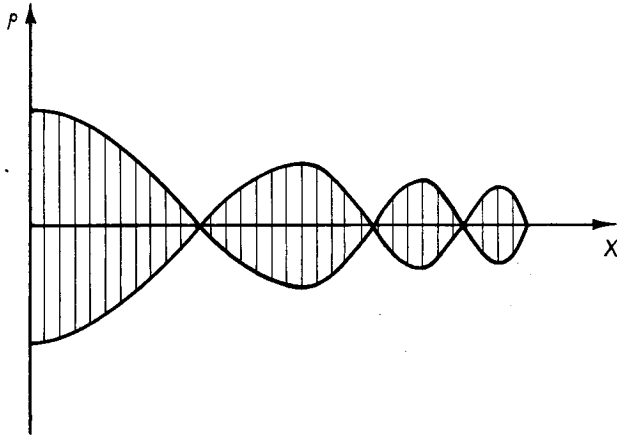


Abb. 11. Stehende Druckwellen in der Schnecke für die Frequenz 496 Hz. bei Vernachlässigung der dissipativen Kräfte.

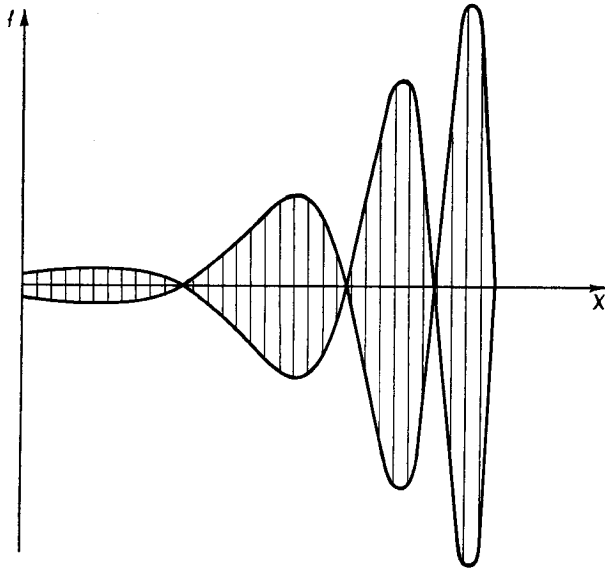


Abb. 12. Stehende Wellen an der Basilarmembran entsprechend den Druckwellen der Abb. 11.

Für das Argument von $H_0^{(2)}$ in Gl. 40 kann man setzen:

$$r = e^{j\varphi} = \xi + j\eta \quad (41)$$

Dabei bedeuten:

$$\xi = \frac{2}{\beta} \sqrt{\frac{c_0}{F_0}} \cdot e^{\frac{\beta}{2} \cdot x_0} \cdot \sqrt{\omega^4 \varrho^2 + \omega^2 R_1 + \omega^2 \varrho},$$

$$\eta = -\frac{2}{\beta} \sqrt{\frac{c_0}{F_0}} \cdot e^{\frac{\beta}{2} \cdot x_0} \cdot \sqrt{\omega^4 \varrho^2 + \omega^2 R_1 - \omega^2 \varrho},$$

$$r = \sqrt{\xi^2 + \eta^2} = \frac{2}{\beta} \sqrt{\frac{2c_0}{F_0}} \cdot e^{\frac{\beta}{2} \cdot x_0} \cdot \sqrt{\omega^4 \varrho^2 + \omega^2 R_1},$$

$$\operatorname{tg} \varphi = \frac{\eta}{\xi}$$

Für Argumentwerte > 1 kann man nach *Jahnke* und *Emde* die Funktion $H_0^{(2)}$ durch eine entsprechende Exponentialfunktion näherungsweise ersetzen. Dabei nimmt Gl. 40 bei gleichzeitiger Einführung der neuen Bezeichnung und der Zeitfunktion $e^{j\omega t}$ die folgende Form an:

$$p \cong B \frac{e^{\eta}}{\sqrt{\frac{\pi}{2} \cdot r}} \cdot e^{j\left(\omega t - \xi - \frac{\varphi}{2} + \frac{\pi}{4}\right)} \quad (42)$$

Die letzte Gleichung zeigt, daß sich in der Schnecke beim Ausbleiben der Reflexion am Helicotrema fortlaufende Wellen ausbilden, deren Länge beim Fortschreiten abnimmt, und zwar dank dem Verhalten von ξ , das eine exponentielle Funktion von x mit positivem Exponenten darstellt. Der Amplitudenverlauf wird beschrieben durch den Ausdruck:

$$\hat{p} \cong B \frac{e^{\eta}}{\sqrt{\frac{\pi}{2} \cdot r}}, \quad (43)$$

welcher ausführlich geschrieben, lautet:

$$\hat{p} \cong B \cdot \frac{e^{-\frac{\beta}{4} \cdot x}}{\sqrt{\frac{\pi}{\beta} \sqrt{\frac{2c_0}{F_0}} \cdot \sqrt[4]{\omega^4 \varrho^2 + \omega^2 R_1^2}}} \cdot e^{-\frac{2}{\beta} \cdot \sqrt{\frac{c_0}{F_0}} \left(\sqrt{\omega^4 \varrho^2 + \omega^2 R_1^2 - \omega^2 \varrho} \right)} \cdot e^{\frac{\beta}{2} x} \quad (44)$$

Danach nimmt die Druckamplitude beim Fortschreiten der Wellen gegen die Schneckenspitze ständig ab. Dieses Verhalten bleibt sogar beim Verschwinden der Reibung wegen der Exponentialfunktion

$$e^{-\frac{\beta}{4} \cdot x}$$

aufrecht erhalten, worauf schon im ersten Abschnitt dieses Kapitels hingewiesen wurde.

Der Amplitudenverlauf der Basilarmembranschwingungen ergibt sich gleich wie im vorangehenden Abschnitt aus der Gleichung:

$$\hat{f} = c_0 \cdot e^{\beta x} \cdot \hat{p} \quad (45)$$

die nach Einführung des Ausdruckes für \hat{p} aus Gl. 44 lautet:

$$\hat{f} \cong \frac{B c_0}{\sqrt{\frac{\pi}{\beta} \sqrt{\frac{2c_0}{F_0}} \cdot \sqrt{\omega^4 Q^2 + \omega^2 R_1^2}}} \cdot e^{\frac{3}{4} \beta x - \frac{2}{\beta} \sqrt{\frac{c_0}{F_0} \left(\sqrt{\omega^4 Q^2 + \omega^2 R_1^2} - \omega^2 Q \right)}} \cdot e^{\frac{\beta}{2} \cdot x} \quad (46)$$

In dieser Gleichung kann der Exponent negative und positive Werte annehmen, was im ersten Fall mit Amplitudenabnahme, im zweiten mit deren Zunahme übereinstimmt. Dadurch sind die Bedingungen zum Entstehen eines Schwingungsmaximums gegeben. Um darüber besser urteilen zu können, wird Gl. 46 nach x abgeleitet. An der Stelle des Schwingungsmaximums muß die Ableitung verschwinden. Das tritt tatsächlich ein bei

$$\frac{3}{4} \cdot \beta = \sqrt{\frac{c_0}{F_0} \left(\sqrt{\omega^4 Q^2 + \omega^2 R_1^2} - \omega^2 Q \right)} \cdot e^{\frac{\beta}{2} \cdot x} \quad (47)$$

Der Ort des Schwingungsmaximums ergibt sich aus der Gl. 47 zu:

$$x = \frac{2}{\beta} \ln \frac{\frac{3}{4} \beta}{\sqrt{\frac{c_0}{F_0} \left(\sqrt{\omega^4 Q^2 + \omega^2 R_1^2} - \omega^2 Q \right)}} \quad (48)$$

Für die im II. Kap. bestimmten Zahlenwerte der Schneckenkonstanten findet man nahezu unabhängig von der Frequenz:

$$x = 6,1 \text{ cm}$$

Das Maximum würde sich somit außerhalb der wirklichen Schnecke befinden. Diese Feststellung ist jedoch hier ohne weitere Bedeutung, da die Dämpfung der Basilarmembran, welche eine erheblich größere Rolle, als die Flüssigkeits-

reibung spielt, vernachlässigt wurde. Beachtung verdient *das Entstehen eines Schwingungsmaximums durch Zusammenwirkung der Elastizität und Reibung allein, ohne Berücksichtigung der Masse (Resonanz)*, das sich hier in Übereinstimmung mit den Ausführungen des 1. Abschnittes ergibt.

4. Einfluß der Membrandämpfung.

Die nachfolgenden Betrachtungen erfassen alle in der Schnecke wirkenden Faktoren mit einer Ausnahme: der Masse des Ductus cochlearis, deren Vernachlässigung im ersten Teil dieses Kapitels begründet wurde. Sie stützen sich daher auf die nahezu vollständige spezielle Differentialgleichung der Schnecke, welche nach einfacher Umformung folgendermaßen ausgedrückt werden kann:

$$\frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + 2 \frac{\omega^2 Q - \omega^2 R_2 R_1 \cdot c - j(\omega^3 R_2 Q c + \omega R_1)}{\omega^2 R_2^2 \cdot c^2 + 1} \cdot \frac{c}{F_0} \cdot p = 0 \quad (49)$$

Der Summand $\omega^2 R_2 R_1 c$ ist für alle ω und x wesentlich kleiner als $\omega^2 Q$, kann deswegen vernachlässigt werden; auch den Summand $\omega^2 R_2^2 c^2$ kann man weglassen, weil er in den Abschnitten der Basilarmembran, die noch eine merkliche Schwingungsamplitude aufweisen, viel kleiner als 1 ist. Nach diesen Vereinfachungen lautet Gl. 49:

$$\frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + \left[1 - j \left(\omega R_2 c + \frac{R_1}{\omega Q} \right) \right] \cdot 2 \frac{\omega^2 Q c_0}{F_0} e^{\beta x} \cdot p = 0 \quad (50)$$

Wegen dem variablen c in der Klammer kann diese Gleichung nur näherungsweise gelöst werden. Dazu gelangen wir, wenn wir folgende Überlegung durchführen. Der variable Teil der eckigen Klammer ist für die uns interessierenden Wertpaare von x und ω viel kleiner als der konstante. Die ganze Klammer wird sich also mit x nur wenig ändern. Dementsprechend betrachten wir sie auf ganz kurzen Strecken dx als konstant. Daraus ergibt sich die Lösung der Differentialgleichung 50 zu:

$$p = A \cdot H_0^{(1)} \left[\frac{2}{\beta} \cdot \sqrt{1 - j \left(\omega R_2 c_0 e^{\beta x} + \frac{R_1}{\omega Q} \right)} \cdot \sqrt{2 \frac{\omega^2 Q c_0}{F_0}} \cdot e^{\frac{\beta}{2} \cdot x} \right] \\ + B H_0^{(2)} \left[\frac{2}{\beta} \cdot \sqrt{1 - j \left(\omega R_2 c_0 e^{\beta x} + \frac{R_1}{\omega Q} \right)} \cdot \sqrt{2 \frac{\omega^2 Q c_0}{F_0}} \cdot e^{\frac{\beta}{2} \cdot x} \right] \quad (51)$$

Im Folgenden wird die reflektierte Welle $H_0^{(1)}$ vernachlässigt; denn wie später zu ersehen ist, wirkt sich R_2 so stark aus, daß Wellen, deren Frequenz oberhalb 100 Hz. liegt, vor dem Erreichen des Helicotrema ganz abgedämpft werden; es darf somit von einer Reflexion abgesehen werden. Durch Trennung des Real- und des Imaginärteiles im Argument erhält man:

$$p = B \cdot H_0^{(2)} \left\{ \left[\sqrt{\frac{1}{2} \left(\sqrt{1 + \left(\omega R_2 c_0 \cdot e^{\beta x} + \frac{R_1}{\omega \varrho} \right)^2} + 1 \right)} - j \sqrt{\frac{1}{2} \left(\sqrt{1 + \left(\omega R_2 c_0 e^{\beta x} + \frac{R_1}{\omega \varrho} \right)^2} - 1 \right)} \right] \cdot \frac{2}{\beta} \sqrt{2 \frac{\omega^2 \varrho c_0}{F_0}} \cdot e^{\frac{\beta}{2} \cdot x} \right\} \quad (52)$$

Unter Voraussetzung, daß $\left(\omega R_2 c_0 e^{\beta x} + \frac{R_1}{\varrho \omega} \right)^2 \ll 1$ ist, läßt sich angenähert schreiben:

$$p = B \cdot H_0^{(2)} \left\{ 1 - j \frac{1}{2} \left(\omega R_2 c_0 e^{\beta x} + \frac{R_1}{\omega \varrho} \right) \cdot \frac{2}{\beta} \sqrt{\frac{2 \varrho c_0}{F_0}} \cdot \omega e^{\frac{\beta}{2} \cdot x} \right\} \quad (53)$$

Nun setzen wir analog wie im 3. Abschnitt:

$$\xi = \frac{2}{\beta} \sqrt{\frac{2 \varrho c_0}{F_0}} \cdot \omega \cdot e^{\frac{\beta}{2} \cdot x} \quad (54a)$$

$$\eta = -\frac{1}{\beta} \left(\omega R_2 c_0 e^{\frac{\beta}{2} \cdot x} + \frac{R_1}{\omega \varrho} \right) \cdot \sqrt{\frac{2 \varrho c_0}{F_0}} \cdot \omega e^{\frac{\beta}{2} \cdot x} \quad (54b)$$

$$r \cong \frac{2}{\beta} \sqrt{\frac{2 \varrho c_0}{F_0}} \cdot \omega \cdot e^{\frac{\beta}{2} \cdot x} \quad (54c)$$

Es gilt für den Amplitudengang des Druckes bei $r > 1$:

$$\begin{aligned} \hat{p} &\cong B \frac{e^{\eta}}{\sqrt{\frac{\pi}{2} \cdot r}} = \\ &= \frac{B}{\sqrt{\frac{\pi}{\beta} \omega} \cdot \sqrt[4]{\frac{2 \varrho c_0}{F_0}}} \cdot e^{-\frac{\beta}{4} \cdot x - \frac{1}{\beta} \cdot \sqrt{\frac{2 \varrho c_0}{F_0}} \cdot \frac{R_1}{\varrho} \cdot e^{\frac{\beta}{2} \cdot x} - \frac{1}{\beta} \cdot \sqrt{\frac{2 \varrho c_0}{F_0}} \cdot \omega^2 R_2 c_0 e^{\frac{3}{2} \cdot \beta x}} \end{aligned} \quad (55)$$

Daraus errechnet sich der Amplitudengang der Membranverschiebung durch Einsetzen in Gl. 45 und unter Weglassung kleiner Größen angenähert zu:

$$\hat{f} \cong \frac{B \cdot c_0}{\sqrt{\frac{\pi \omega}{\beta}} \cdot \sqrt[4]{\frac{2 \varrho c_0}{F_0}}} \cdot e^{\frac{3}{4} \cdot \beta x - \frac{1}{\beta} \cdot \sqrt{\frac{2 \varrho c_0}{F_0}} \cdot \frac{R_1}{\varrho} \cdot e^{\frac{\beta}{2} \cdot x} - \frac{1}{\beta} \sqrt{\frac{2 \varrho c_0}{F_0}} \cdot \omega^2 R_2 c_0 e^{\frac{3}{2} \cdot \beta x}} \quad (56)$$

Das Schwingungsmaximum befindet sich an der Stelle, wo vorliegt:

$$\frac{3}{4} \beta - \frac{1}{2} \sqrt{\frac{2Qc_0}{F_0}} \cdot \frac{R_1}{Q} \cdot e^{\frac{\beta}{2} \cdot x} - \frac{3}{2} \sqrt{\frac{2Qc_0}{F_0}} \cdot \omega^2 R_2 c_0 e^{\frac{3}{2} \cdot \beta x} = 0 \quad (57)$$

Für mittlere und hohe Frequenzen kann man den zweiten Summand von links weglassen und schreiben:

$$x = \frac{2}{3} \cdot \beta \left[\ln \frac{\beta}{2} \cdot \sqrt{\frac{F_0}{2Qc_0}} \cdot \frac{1}{R_2 c_0} - 2 \ln \omega \right] \quad (58)$$

Bei tiefen Frequenzen ist die mathematische Darstellung wegen den Reflexionserscheinungen wesentlich komplizierter. In Anbetracht der geringen Bedeutung dieser Frequenzen haben wir von einer ausführlichen Rechnung

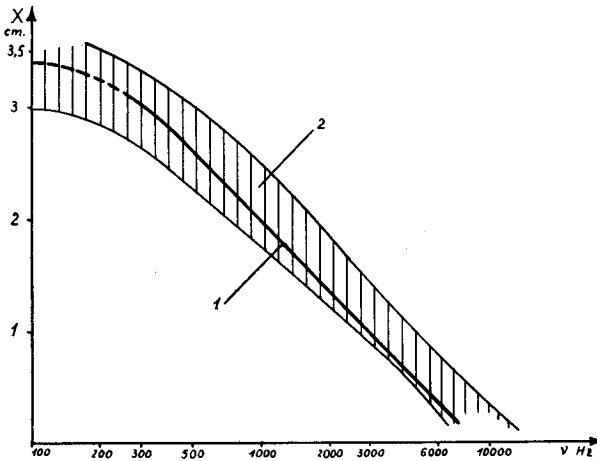


Abb. 13. Der Ort maximaler Schwingungen der Basilarmembran in Funktion der Frequenz. Starke Linie = theoretisch berechnete Werte; die schraffierte Fläche = das Streufeld der Messungen von vier Autoren: H. Fletcher, S. Stevens and H. Davis, G. v. Békésy (1, 4).

abgesehen. Wir begnügen uns mit der Feststellung, daß, infolge des „Kurzschlusses“ am Schneckenende, das Schwingungsmaximum auch für Frequenzen unterhalb 100 Hz. sich vor dem Helicotrema befinden wird. Der Ort des berechneten Schwingungsmaximum ist in Abhängigkeit von der Frequenz in Abb. 13 dargestellt. Zum Vergleich ist das Streufeld der experimentellen Ermittlungen von vier Autoren angegeben (H. Fletcher; S. Stevens and H. Davis; G. v. Békésy 1, 4). Die Übereinstimmung der Theorie mit den Experimenten ist gut, wenn man bedenkt, daß keine genauen Messungen möglich waren. Diese weitgehende Relation ist umso bemerkenswerter, da sowohl die in der Rechnung verwendeten Konstanten, als auch die experimentelle Orts-

abhängigkeit nur Näherungswerte darstellen. Den Amplitudengang der Druckschwankungen bzw. der Membranausbauchung für verschiedene Frequenzen bei gleicher Druckamplitude am Eingang der Schnecke zeigen Abb. 14 und 15. In Abb. 16 sind die fortlaufenden Wellen für die Frequenz 1000 Hz. dargestellt.

5. Wirkung von Klängen und Geräuschen.

Vom physikalischen Standpunkt aus kann der Übergang von den reinen Tönen zu den Klängen und Geräuschen verhältnismäßig einfach geschehen, da sich die beiden letzten Schallarten aus reinen Tönen zusammensetzen. Man hat es deswegen mit einer Summenbildung zu tun. Das Problem bekommt einen vollkommenen anderen Aspekt, wenn sich physiologische und psychologische Vorgänge einmischen, wie es bei den Gehörschwächen der Fall ist. Ein reiner Ton wird wesentlich anders empfunden wie ein Klang, geschweige ein Geräusch. Worauf dieser Unterschied besteht läßt sich vorläufig nicht mit Sicherheit aussagen, da wir über die Vorgänge im nervösen Apparat zu wenig orientiert sind. Es ist dagegen nicht schwer einzusehen, daß ein enger Zusammenhang zwischen den physikalischen Ereignissen und dem Funktionieren der Sinneszellen bestehen muß.

Das Verhalten bei reinen Tönen wurde durch G. v. Békésy (1, 4, 5) untersucht. Er stellte in Übereinstimmung mit unseren theoretischen Ausführungen fest, daß sich auf der Basilarmembran ein flaches frequenzabhängiges Schwingungsmaximum ausbildet. Die subjektiven Versuche, vor allem die Maskierungsversuche von H. Fletcher deuten auf eine entsprechende Erregung der Sinneszellen hin. Nur ist das physiologische Maximum bedeutend besser ausgeprägt. Daraus ging die Hypothese von G. v. Békésy hervor, in welcher eine Erregungszuspitzung im nervösen Apparat angenommen wird.

Die Wirkung von Klängen und Geräuschen ist nur auf Grund der subjektiven Eindrücke bekannt. Vor allem ließ sich feststellen, daß die Geräusche überhaupt nicht in ihre Komponenten zerlegt und nur als Ganzes gehört werden. Es gelingt dagegen bei gewisser Übung die Komponenten eines Klanges voneinander zu trennen. Dabei spielen zahlreiche Faktoren zum großen Teil psychischer Natur eine Rolle. Es ist deswegen schwer zu beurteilen, ob man es dabei mit einer eigentlichen Frequenzanalyse zu tun hat. Wesentlich einfacher liegen die Verhältnisse bei Maskierungsversuchen, bei denen die subjektiven Faktoren weitgehend ausgeschaltet werden können. Es zeigt sich, daß im allgemeinen jeder Komponente des Klanges ein Erregungsmaximum entspricht. Schon eine Frequenzdifferenz von 500 Hz. zwischen zwei einwirkenden Tönen ist für das Entstehen getrennter Maxima ausreichend (Fletcher). Demgegenüber erhält man bei Geräuschen eine gleichmäßige Erregungsverteilung. Es ist daher möglich, daß der Unterschied zwischen der Empfindung der Klänge und Geräusche auf der Bildung der getrennten Maxima beruht.

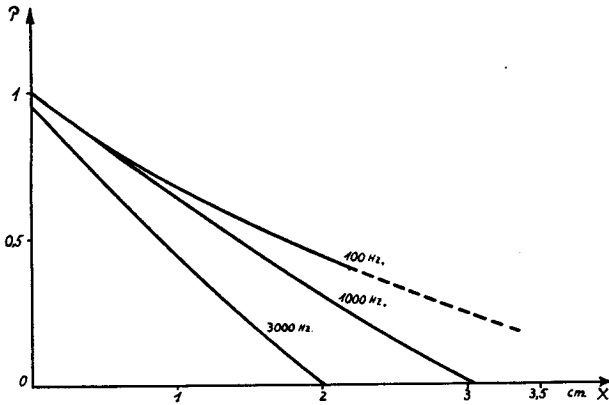


Abb. 14. Amplitude der Druckwellen in der Schnecke in Funktion der Entfernung vom ovalen Fenster für 3 verschiedene Frequenzen: 100 Hz., 1000 Hz., 3000 Hz.

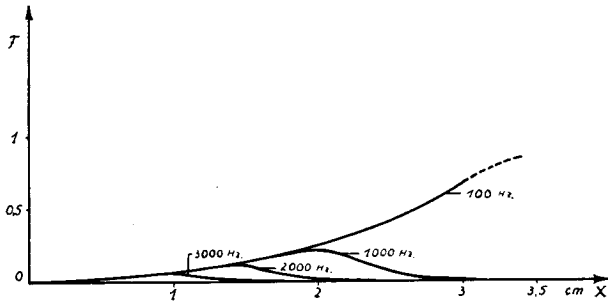


Abb. 15. Amplitude der Basilarmembranschwingungen in Funktion der Entfernung vom ovalen Fenster bei konstanter Druckamplitude am Eingang der Schnecke. Frequenz = Parameter.

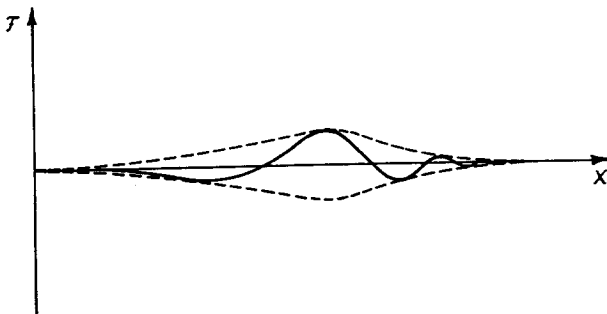


Abb. 16. Fortlaufende Wellen an der Basilarmembran (ausgezogene Linie) und ihr Amplitudengang (gestrichelt) für eine Frequenz von 1000 Hz.

Hinsichtlich der Erregungsverteilung im Fall eines Klanges könnte man mit großer Berechtigung annehmen, daß jedem Erregungsmaximum ein Schwingungsmaximum der Basilmembran entspricht. Leider liegen keine experimentellen Angaben vor, welche diese Hypothese unmittelbar bestätigen würden. Eine indirekte Prüfung ist lediglich auf Grund der durch *G. v. Békésy* durchgeführten Versuche möglich. Sie führt zu einem negativen Ergebnis, da der angegebene flache Amplitudenverlauf die Bildung getrennter Maxima bei gleichzeitiger Einwirkung von Tönen, deren Frequenzen sich weniger als um 500 Hz. unterscheiden, ausschließen muß. Zum gleichen Resultat gelangt man auf theoretischem Weg. Dazu muß man die Lösung der Schneckendifferentialgleichung für zusammengesetzte Schwingungen aufsuchen. Sie erscheint wegen der Linearität der betreffenden Differentialgleichung als Summe der für die einzelnen Komponenten gefundenen Lösungen (Gl. 53). Wenn der Klang sich aus Harmonischen zusammensetzt, erhält man für die Ausbauchung der Basilmembran:

$$\begin{aligned}
 f \cong c_0 \cdot e^{\beta x} \{ & B_1 \cdot H_0^{(2)} \left[\sqrt{1 - j \left(\omega R_2 c_0 e^{\beta x} + \frac{R_1}{\omega Q} \right)} \cdot \sqrt{2 \frac{\omega^2 Q c_0}{F_0}} \cdot e^{\frac{\beta}{2} \cdot x} \right] \cdot e^{j \omega t} \\
 & + B_2 H_0^{(2)} \left[\sqrt{1 - j \left(2 \omega R_2 c_0 e^{\beta x} + \frac{R_1}{2 \omega Q} \right)} \cdot \sqrt{2 \frac{4 \omega^2 Q c_0}{F_0}} \cdot e^{\frac{\beta}{2} \cdot x} \right] \cdot e^{j 2 \omega t} \\
 & + \dots + B_n H_0^{(2)} \left[\sqrt{1 - j \left(n \omega R_2 c_0 e^{\beta x} + \frac{R_1}{n \omega Q} \right)} \cdot \sqrt{2 \frac{n^2 \omega^2 Q c_0}{F_0}} \cdot e^{\frac{\beta}{2} \cdot x} \right] \cdot e^{j n \omega t} \}
 \end{aligned} \quad (59)$$

Um sich überzeugen zu können, wie viele Maxima entstehen, müßte man Gl. 59 nach x ableiten und die Wurzeln der erhaltenen Gleichung bestimmen. Jede zweite Nullstelle würde dabei einem Maximum entsprechen. Eine solche Rechnung erfordert einen unverhältnismäßig großen Aufwand, so daß wir sie unterlassen müssen. Viel schneller kommt man auf graphischem Weg zum Ziel. Dazu können z. B. die Lösungen für einzelne Komponenten über der x -Achse als Abscissenachse aufgezeichnet werden. Die Gesamtlösung findet sich durch graphische Addition. Dementsprechend zeigt Abb. 17 den Amplitudengang für vier verschiedene Klänge, die sich jeweils nur aus zwei Komponenten zusammensetzen. Als Grundharmonische wurde eine 1000 Hz. Schwingung angenommen. Die einzelnen Amplituden wurden so gewählt, daß die einer Kurve angehörenden Maxima gleiche Höhen aufweisen. Es kommt nun deutlich zum Vorschein, daß getrennte Maxima erst dann entstehen, wenn die Klangkomponenten mehr als um eine Oktave von einander entfernt sind. Dieses Resultat steht in keinem Verhältnis zu der mittels Maskierungsmessungen bestimmten Erregungsverteilung. Man muß sich daher fragen, ob die Überbrückung der entstehenden Diskrepanz überhaupt möglich ist. Darauf hat schon *G. v. Békésy* (1, 2) mittels eines Vergleiches mit den

Vorgängen im Auge bejahend geantwortet. Danach können zwei Erregungsmaxima einem einzelnen Schwingungsmaximum der Basilmembran entsprechen, falls dieses Maximum entsprechend abgeflacht ist. Allerdings läßt sich vorläufig die Stärke der notwendigen Abflachung nicht angeben.

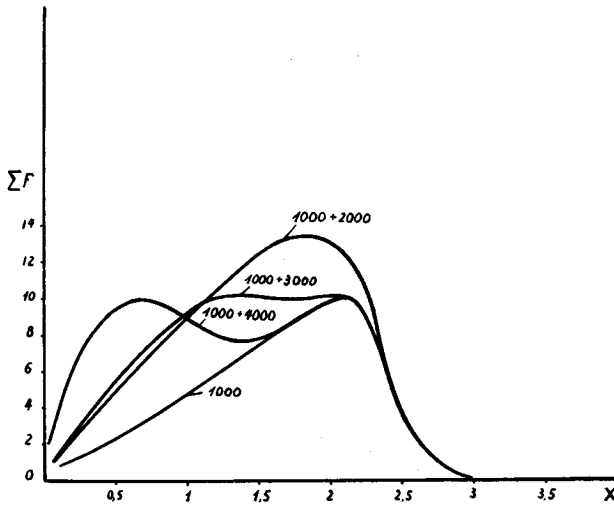


Abb. 17. Amplitudengang der Basilmembranschwingungen bei Einwirkung von Klängen, die sich jeweils aus 2 Harmonischen zusammensetzen und für die Grundharmonische (1000 Hz).

6. Die Geschwindigkeit der Wellenfortpflanzung und die Eingangsimpedanz.

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Wellen und die Eingangsimpedanz sind zwei weitere charakteristische Größen der Schnecke, welche sich für die experimentellen Untersuchungen eignen. An dieser Stelle sollen sie theoretisch berechnet werden.

Die Bestimmung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit kann auf Grund der Gl. 53 erfolgen. Bei Approximation der *Hankel*'schen Funktion durch die Exponentialfunktion und unter Benützung der abkürzenden Bezeichnungen erhält man:

$$p = B \frac{e^{\eta}}{\sqrt{\frac{\pi}{2} \cdot r}} \cdot e^{j\left(\omega t - \xi - \frac{\varphi}{2} + \frac{\pi}{4}\right)} \quad (60)$$

Wählt man die Werte von ξ und t derart, daß der imaginäre Exponent immer konstant bleibt, so ergibt seine Ableitung nach der Zeit:

$$\omega - \frac{\partial \xi}{\partial x} \cdot \frac{dx}{dt} = 0$$

Der Differentialquotient $\frac{dx}{dt}$ stellt bereits die Fortpflanzungsgeschwindigkeit dar, so daß es folgt:

$$a = \frac{dx}{dt} = \frac{\omega}{\frac{\partial \xi}{\partial x}}$$

oder nach Einsetzung der Bestimmungsformel für ξ (Gl. 54a)

$$a = \frac{\beta}{2} \sqrt{\frac{F_0}{2 \varrho c_0}} \cdot e^{-\frac{\beta}{2} \cdot x} \quad (61)$$

Aus der letzten Gleichung ist ersichtlich, daß die Fortpflanzungsgeschwindigkeit mit wachsender Entfernung von der Schneckenbasis stark abnimmt; dabei erscheint sie als frequenzunabhängig. Dies ist allerdings nur in erster Näherung der Fall. Bei genauerer Bestimmung von ξ ergibt sich nämlich:

$$a = \frac{\sqrt{\frac{F_0}{2 \varrho c_0}} e^{-\frac{\beta}{2} \cdot x}}{1 + \frac{1}{8} \omega^2 R_2^2 c_0^2 e^{2\beta x}} \quad (62)$$

Danach macht sich die Frequenzabhängigkeit bei zunehmender Dämpfung (R_2) und Frequenz stärker bemerkbar. Im Zusammenhang damit könnte es sich als nützlich erweisen, die sog. Gruppengeschwindigkeit zu berechnen, die sich bestimmt aus der Formel:

$$v = a - \lambda \frac{da}{d\lambda} \quad (63)$$

(λ = Wellenlänge). Sie ist für die Fortpflanzung der Wellengruppen, welche bei kurzen Tonstößen entstehen, maßgebend. Setzt man die Werte für a und λ in Gl. 63 ein, so erhält man:

$$v \cong \frac{\sqrt{\frac{F_0}{2 \varrho c_0}} e^{-\frac{\beta}{2} \cdot x}}{1 + \frac{1}{8} \omega^2 R_2^2 c_0^2 e^{2\beta x}} \cdot \left(1 - \frac{R_2^2 \omega^2 c_0^2 e^{2\beta x}}{1 + \frac{3}{8} R_2^2 \omega^2 c_0^2 e^{2\beta x}} \right) \quad (64)$$

Sowohl die Fortpflanzungsgeschwindigkeit a , wie die Gruppengeschwindigkeit v sind in Abb. 18 dargestellt. Beachtenswert ist die starke Abnahme der beiden mit wachsendem x , die schon anlässlich der Besprechung der Gleichrichter-Resonanz-Theorie von *Ranke* (III. Kap.) erwähnt wurde.

Die Eingangsimpedanz der Schnecke ist für die Empfindlichkeit des Ohres mitbestimmend und daher von großer Bedeutung. Wir definieren sie an dieser Stelle zu:

$$\mathcal{J}_e = \frac{p_e}{u_e} \quad (65)$$

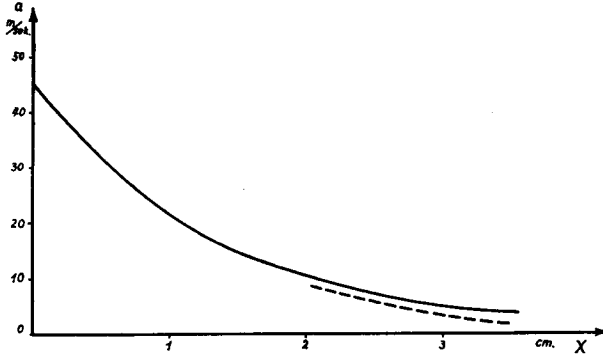


Abb. 18. Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Wellen an der Basilarmembran in Funktion der Entfernung vom ovalen Fenster für die Frequenz 1000 Hz. a = Fortpflanzungsgeschwindigkeit einzelner Wellen, v = einer Wellengruppe (gestrichelt).

Dabei bedeuten: p_e - den Schalldruck und u_e die Schallschnelle am Eingang der Schnecke, d. h. hinter der Membran des ovalen Fensters, so daß die Membranimpedanz wegfällt. Für p_e erhalten wir aus Gl. 52:

$$p_e = BH_0^{(2)} \left\{ \left[\sqrt{\frac{1}{2} \left(\sqrt{1 + \left(\omega R_2 c_0 + \frac{R_1}{\omega \varrho} \right)^2} + 1 \right)} - j \sqrt{\frac{1}{2} \left(\sqrt{1 + \left(\omega R_2 c_0 + \frac{R_1}{\omega \varrho} \right)^2} - 1 \right)} \right] \cdot \frac{2}{\beta} \sqrt{2 \frac{\omega^2 \varrho c_0}{F_0}} \right\} e^{j\omega t} \quad (66)$$

Die Schallschnelle ergibt sich aus der Gl. 7 des II. Kap. Nach Einführung der Zeitfunktion $e^{j\omega t}$ folgt:

$$u = -\frac{1}{2(R_1 + j\omega \varrho)} \cdot \frac{\partial p}{\partial x} \quad (67)$$

Der Differentialquotient $\frac{\partial p}{\partial x}$ berechnet sich durch ableiten der Gl. 52 nach x zu:

$$\frac{\partial p}{\partial x} = B \left[- \sqrt{\frac{1}{2} \left(\sqrt{1 + \left(\omega R_2 c_0 e^{\beta x} + \frac{R_1}{\omega \varrho} \right)^2} + 1 \right)} + j \sqrt{\frac{1}{2} \left(\sqrt{1 + \left(\omega R_2 c_0 e^{\beta x} + \frac{R_1}{\omega \varrho} \right)^2} - 1 \right)} \right] \cdot \sqrt{\frac{\omega^2 \varrho c_0}{F_0}} \cdot e^{\frac{\beta}{2} \cdot x} \cdot H_1^{(2)}(\zeta) \quad (68)$$

wobei ζ das Argument der Gl. 52 darstellt. Für $\xi > 1$ gilt:

$$H_1^{(2)} \cong jH_0^{(2)}$$

Dieser Fall tritt in der Schnecke tatsächlich ein, ausgenommen die Frequenzen unterhalb 100 Hz. Man kann somit setzen:

$$\begin{aligned} \frac{\partial p}{\partial x} = & -B \left[\sqrt{\sqrt{1 + \left(\omega R_2 c_0 e^{\beta x} + \frac{R_1}{\omega \varrho} \right)^2} - 1} \right. \\ & \left. + j \sqrt{\sqrt{1 + \left(\omega R_2 c_0 e^{\beta x} + \frac{R_1}{\omega \varrho} \right)^2} + 1} \right] \cdot \sqrt{\frac{\omega^2 \varrho c_0}{F_0}} \cdot e^{\frac{\beta}{2} \cdot x} \cdot H_0^{(2)}(\xi) \end{aligned} \quad (69)$$

Für den Schneckeneingang gilt angenähert:

$$\frac{\partial p_e}{\partial x} \cong - \left[\sqrt{\sqrt{1 + \frac{R_1^2}{\omega^2 \varrho^2}} - 1} + j \sqrt{\sqrt{1 + \frac{R_1^2}{\omega^2 \varrho^2}} + 1} \right] \cdot \sqrt{\frac{\omega^2 \varrho c_0}{F_0}} \cdot H_0^{(2)}(\xi_e),$$

da die Größe $\omega R_2 c_0$ in keinem Fall die Größenordnung von 10^{-1} überschreitet. Der Quotient $\frac{R_1^2}{\omega^2 \varrho^2}$ ist ebenfalls viel kleiner als 1, sodaß man noch schreiben kann:

$$\frac{\partial p_e}{\partial x} \cong -B \cdot \sqrt{\frac{c_0}{F_0 \varrho}} \left(\sqrt{\frac{1}{2}} R_1 - \sqrt{2 j \omega \varrho} \right) H_0^{(2)}(\xi_e) \quad (70)$$

Damit folgt durch Einsetzen in Gl. 67

$$u_e = \frac{B}{2} \cdot \frac{\sqrt{\frac{c_0}{F_0 \varrho}} \left(\sqrt{\frac{1}{2}} R_1 + \sqrt{2 j \omega \varrho} \right)}{R_1 + j \omega \varrho} H_0^{(2)}(\xi_e)$$

und es ergibt sich für die Impedanz:

$$\mathcal{Z}_e = \frac{p_e}{u_e} = 2 \sqrt{\frac{F_0 \varrho}{c_0}} \cdot \frac{R_1 + j \omega \varrho}{\sqrt{\frac{1}{2}} R_1 + \sqrt{2 j \omega \varrho}} \quad (71)$$

oder nach Trennung von Real- und Imaginärteil:

$$\mathcal{Z}_e \cong \frac{1,4 \omega^2 \varrho^2 - 0,7 j \omega \varrho R_1}{\varrho^2 \omega^2 + 0,25 \cdot R_1^2} \cdot \sqrt{\frac{F_0 \varrho}{c_0}} \quad (72)$$

Der imaginäre Teil spielt nur bei sehr tiefen Frequenzen eine Rolle, so daß für die normalen Tonfrequenzen die Eingangsimpedanz der Schnecke beträgt:

$$\mathcal{Z}_e = \sqrt{\frac{2 F_0 \varrho}{c_0}} \cong 9 \cdot 10^3 \frac{\text{dyn sek.}}{\text{cm}^3}$$

Die Eingangsimpedanz ist somit *frequenzunabhängig*. Der verhältnismäßig große Wert dieser Impedanz macht die komplizierte Einrichtung des Mittelohres verständlich. Sie bewirkt nämlich eine ziemlich große Drucksteigerung

bei geringer Herabsetzung der Schwingungsamplitude (*Békésy* 6). Die Druckübersetzung beträgt etwa 20, die Geschwindigkeitsübersetzung ca. $\frac{1}{2}$, so daß die Impedanz der Schnecke für die Luftwellen, die das Ohr treffen, 40 Mal verkleinert erscheint; sie ergibt sich also zu etwa $225 \frac{\text{dyn sek.}}{\text{cm}^3}$. Die minimale gemessene Impedanz des Ohres beträgt etwa fünf Mal weniger (*J. Tröger*). Es ist schwer zu beurteilen, was für Faktoren dafür verantwortlich sind. Es ist nicht ausgeschlossen, daß die Impedanzübersetzung zwischen dem Trommelfell und der Schnecke noch größer ist als angenommen.

7. Gleichrichtereffekte.

Die Gleichrichtereffekte entstehen bei jeder Art von Oberflächenwellen. Bei kleinen Amplituden, mit denen man es in der Akustik gewöhnlich zu tun hat, spielen sie jedoch eine so geringe Rolle, daß man sie ohne Bedenken vernachlässigen kann. Auf den Schwingungsvorgang selbst haben sie praktisch keinen Einfluß und bewirken lediglich, daß den Schwingungsbewegungen gleichgerichtete Strömungen überlagert werden, welche mit örtlichen Erhöhungen und Senkungen des statischen Druckes verbunden sind. Im geschlossenen Behälter müssen die Gleichströme notwendigerweise die Form von *Wirbeln* annehmen. So beobachtet man z. B. bei Erzeugung von stehenden Oberflächenwellen, ohne Rücksicht darauf, ob es sich um Schwerewellen oder Kapillarwellen handelt, unter jedem Schwingungsbauch zwei Wirbel mit entgegengesetzten Drehsinn. Dabei bewegt sich die Flüssigkeit in der Mitte des Schwingungsbauches von der Oberfläche fort, an den Seiten dagegen fließt sie ihr zu. Bei fortlaufenden Wellen kann man gewöhnlich keine eigentliche Wirbel beobachten. Es findet vielmehr eine langsame Zirkulation statt, indem an der Oberfläche die Flüssigkeit in der Fortpflanzungsrichtung transportiert wird und am Boden des Behälters zurückfließt. Unter besonderen Umständen können aber auch bei fortlaufenden Wellen verhältnismäßig kleine Wirbel entstehen. Ein derartiges Verhalten wurde für die Schnecke durch *G. v. Békésy* (1, 2, 4) festgestellt. Seine ausgedehnten Versuche zeigen ausnahmslos, daß sowohl in den Schneckenpräparaten wie in den Schneckenmodellen auf jeder Seite des Ductus cochlearis am Ort des Schwingungsmaximums je ein Wirbel entsteht, dessen Durchmesser angenähert der Kanaltiefe gleich ist. Der Drehsinn fällt dabei so aus, daß sich die Flüssigkeit in der Membrannähe in gleicher Richtung wie die Wellen bewegt.

Den in der Ohrschnecke entstehenden Wirbeln wird von einigen Autoren eine wichtige Rolle zugeschrieben. Nach *O. F. Ranke* ist die Reizung der Sinneszellen dem „Wirbeldruck“ zuzuschreiben. *L. Rüedi* und *W. Furrer* nehmen an, daß bei übermäßig starken Tonreizen die Wirbelströme eine Verschiebung der Basilarmembran hervorrufen könnten. Dadurch wären die nach Schallschädigungen entstehenden „pitch-Änderungen“ erklärlich.

Um darüber zu entscheiden, ob die Wirbel in der Schnecke tatsächlich eine derart bedeutende Rolle spielen können und weil ihre Entstehung bei fortlaufenden Wellen an sich eine interessante Erscheinung darstellt, sollen sie im Folgenden näher betrachtet werden. Wie schon erwähnt, entstehen sie infolge der Gleichrichtereffekte, die bisher in der Rechnung vernachlässigt wurden. Um sie zu berücksichtigen, muß man quadratische Glieder in die hydrodynamischen Gleichungen einführen. Dementsprechend erhält man nach *Lamb* unter Vernachlässigung der Flüssigkeitsreibung:

$$p = \varrho \frac{\partial \phi}{\partial t} - \frac{1}{2} \varrho (u^2 + v^2) \quad (74)$$

Der quadratische Teil des Druckes berechnet sich aus der Beziehung:

$$p_q = - \frac{1}{2} \varrho (u^2 + v^2), \quad (75)$$

in der zuerst die Werte von u und v bestimmt werden müssen. Im II. Kap. fanden wir:

$$f = \eta \cdot b_1 = c_0 e^{\beta x} \cdot p \quad (76)$$

Daraus ergibt sich für einfach harmonische Zeitfunktionen:

$$v = \frac{\partial u}{\partial t} = j\omega \frac{c_0}{b_1} e^{\beta x} \cdot p \quad (77)$$

Im gleichen Kapitel erhielten wir für die horizontale Geschwindigkeit:

$$2\varrho \frac{\partial u}{\partial t} + 2R_1 u = - \frac{\partial p}{\partial x} \quad (78)$$

so daß es bei Vernachlässigung der Reibung folgt:

$$u = j \frac{1}{2\omega\varrho} \cdot \frac{\partial p}{\partial x} \quad (79)$$

Die Ausdrücke für p und $\frac{\partial p}{\partial x}$ können dem vierten Abschnitt entnommen werden. Bezeichnet man das Argument der *Hankel*'schen Funktionen mit ζ , so ergibt sich:

$$p = BH_0^{(2)}(\zeta), \quad (80)$$

$$\frac{\partial p}{\partial x} = -B \frac{\partial \zeta}{\partial x} \cdot H_1^{(2)}(\zeta) \cong -jB \frac{\partial \zeta}{\partial x} H_0^{(2)}(\zeta)$$

und somit

$$\frac{\partial p}{\partial x} = j \frac{\partial \zeta}{\partial x} p \quad (81)$$

Die Ausdrücke für p und $\frac{\partial p}{\partial x}$ in Gl. 77 bzw. Gl. 79 eingesetzt, ergeben:

$$v = j\omega \frac{c_0}{b_1} e^{\beta x} \cdot p \quad (82a)$$

$$u = \frac{1}{2\omega\varrho} \cdot \frac{\partial \zeta}{\partial x} p \quad (82b)$$

Die durch Gl. 82_{a-b} definierten Geschwindigkeiten enthalten keine quadratischen Glieder, doch könnten solche Glieder, wie schon angedeutet wurde, nur einen unbedeutenden Korrekturfaktor darstellen. Nun erhält man durch Einsetzen der Ausdrücke 82_{a-b} in Gl. 75, wenn man statt p die Amplitude \hat{p} einsetzt und nur den entstehenden Gleichdruck berücksichtigt:

$$p_g = \frac{1}{4} \varrho \hat{p}^2 \left[\frac{\omega^2 c_0^2}{b_1^2} - \frac{1}{4 \omega^2 \varrho^2} \left(\frac{\partial \zeta}{\partial x} \right)^2 \right] \quad (83)$$

Dabei ist ζ bestimmt durch die Formel:

$$\zeta = \frac{2}{\beta} \cdot \sqrt{1 - j \left(\omega R_2 c_0 e^{\beta x} + \frac{R_1}{\omega \varrho} \right)} \cdot \sqrt{2 \frac{\omega^2 \varrho c_0}{F_0}} \cdot e^{\frac{\beta}{2} \cdot x}, \quad (84)$$

welche sich durch Vergleich der Gl. 80 mit Gl. 51 ergibt. Darin kann der imaginäre Teil, der für alle Wertpaare von ω und x , bei denen noch merkliche Schwingungsamplituden vorkommen, wesentlich kleiner als 1 ist, fortgelassen werden. Der Differenzialquotient $\frac{\partial \zeta}{\partial x}$ folgt daher zu:

$$\frac{\partial \zeta}{\partial x} \cong \sqrt{2 \frac{\omega^2 \varrho c_0}{F_0}} \cdot e^{\frac{\beta}{2} \cdot x} \quad (85)$$

Damit nimmt Gl. 83 die folgende Form an:

$$p_g = \frac{1}{4} \varrho \cdot \hat{p}^2 \left[\frac{\omega^2 c_0^2}{b_1^2} \cdot e^{\beta x} - \frac{1}{2 \varrho F_0} \right] c_0 e^{\beta x} \quad (86)$$

Nach Einführung der Zahlenwerte in den letzten Ausdruck überzeugt man sich leicht, daß der gleichgerichtete Druck p_g am Eingang der Schnecke negativ bleibt, in einer gewissen Entfernung dagegen, die frequenzabhängig ist, positiv wird. Um nachzuprüfen, ob Maxima oder Minima entstehen, muß man den Differentialquotienten $\frac{\partial p_g}{\partial x}$ bilden und seine Nullstellen bestimmen. Nach Einsetzen des Ausdruckes für p aus Gl. 55 bei Vernachlässigung der Flüssigkeitsreibung, die eine sekundäre Rolle spielt, erhält man:

$$\begin{aligned} \frac{\partial p_g}{\partial x} = 0 &= \frac{\omega^2 c_0}{b_1^2} \left[\frac{3}{2} \cdot \beta - 3 \sqrt{\frac{2 \varrho c_0}{F_0}} \omega^2 R_2 c_0 e^{\frac{3}{2} \cdot \beta x} \right] e^{\beta x} \\ &- \frac{1}{2 \varrho F_0} \left[\frac{1}{2} \beta - 3 \sqrt{\frac{2 \varrho c_0}{F_0}} \omega^2 R_2 c_0 e^{\frac{3}{2} \cdot \beta x} \right] \end{aligned}$$

und nach einfacher Umformung:

$$\left[\frac{1}{2} \beta - \sqrt{\frac{2 \varrho c_0}{F_0}} \omega^2 R_2 c_0 e^{\frac{3}{2} \cdot \beta x} \right] \cdot \left[\frac{1}{2 \varrho F_0} - \frac{\omega^2 c_0}{b_1^2} e^{\beta x} \right] = \frac{\beta}{6 \varrho F_0} \quad (87)$$

Die letzte Gleichung hat zwei Wurzeln. Die erste, welche für kleinere Werte von x gilt, entspricht einem Minimum des Gleichdruckes p_g ; die zweite dagegen einem Maximum. Das Minimum entsteht etwas vor der Stelle, wo die

zweite eckige Klammer verschwindet; das Maximum ist etwas hinter dem Ort, an dem die erste Klammer Null wird, gelegen. Durch Vergleich mit Gl. 57 stellt man weiter fest, daß das Maximum des Gleichdruckes sich dicht hinter dem Ort maximaler Schwingungen befindet.

Der angegebene Gleichdruckverlauf läßt darauf schließen, daß sich in der Schnecke eine gleichgerichtete Strömung ausbilden wird. Dabei muß sich die Flüssigkeit in der Nähe des Schwingungsmaximum von Ductus cochlearis fortbewegen und etwas davor an der Stelle des Gleichdruckminimums zurückschließen. Die Verbindung der beiden Strömungen führt bereits zu einem Wirbel, dessen Drehsinn und Dimension den Angaben von *G. v. Békésy* durchaus entsprechen.

Nun soll noch die Größenordnung des als Gleichrichtereffekt entstehenden Druckes berechnet werden. Für den Ort seines Maximums kann man annähert schreiben:

$$p_g = \frac{1}{4} \rho \frac{c_0^2}{b_1^2} e^{2\beta x} \cdot \omega^2 \hat{p}^2$$

Daraus ergibt sich näherungsweise für alle Frequenzen:

$$p_g \cong 4 \cdot 10^{-7} \hat{p}^2 \quad (89)$$

Der Gleichdruck, oder „Wirbeldruck“, wie ihn *Ranke* nennt, kann erst dann eine maßgebende Rolle spielen, wenn er die Größenordnung des Schalldruckes erreicht. Wir setzen daher:

$$\frac{p_g}{\hat{p}} = 1$$

und erhalten damit für den kritischen Schalldruck aus Gl. 89:

$$\hat{p} = 2,5 \cdot 10^6 \frac{\text{dyn}}{\text{cm}^2}$$

d. h. mehr als 2 Atm. Bei einem Schalldruck von 140 db. ($0 \text{ db} = 2 \cdot 10^{-2} \text{ ub}$), der durch den Mechanismus des Mittelohres auf ca. 165 db. heraufgesetzt wird, beträgt der „Wirbeldruck“ nur noch $0,02 \hat{p}$.

Die erhaltenen Zahlenwerte schließen die Möglichkeit einer Reizung der Sinneszellen durch den „Wirbeldruck“ völlig aus. Auch die Hypothese, laut welcher die Wirbel eine Verschiebung der Basilarmembran zur Folge haben sollten, erscheint unwahrscheinlich. Solche Strömungen können nämlich keine größeren Kräfte ausüben als diejenige, durch welche sie zustande kommen. Dementsprechend müssen die tangentialen Kräfte auf den Ductus cochlearis kleiner als der gleichgerichtete Druck sein. Zum Schluß ist zu bemerken, daß weder *G. v. Békésy*'s Versuche noch die theoretischen Ausführungen dieses Abschnittes auf eine durch *L. Rüedi* und *W. Furrer* geforderte Wirbelumkehrung schließen lassen.

V. KAPITEL

Vergleich der Theorie mit den Experimenten.

Eine Theorie, die Anspruch auf Zuverlässigkeit erheben will, muß sowohl in qualitativer wie in quantitativer Hinsicht experimentell belegt werden können. Es erschien uns deswegen erforderlich, auf die wichtigsten Zusammenhänge hinzuweisen.

Die Untersuchung der Ohrfunktion kann auf zwei Wegen erfolgen. Der eine bezieht sich auf die subjektiven Versuche, der zweite auf die objektiven. Die beiden Versuchsarten ergänzen sich gegenseitig und erlauben den Hörvorgang successiv zu erforschen. Die in dieser Arbeit dargelegte Theorie bezieht sich ausschließlich auf die Mechanik des Ohres. Daher muß sie vor allem mit den objektiven Experimenten in Einklang gebracht werden. Solche Experimente wurden hauptsächlich durch G. v. Békésy durchgeführt.

1. Übereinstimmung der Theorie mit den Experimenten von G. v. Békésy.

Die durch v. Békésy unternommenen Versuche sind die ersten, die vom physikalischen Standpunkt aus eine Hörtheorie zu beurteilen erlauben. Sie wurden an Ohrschneckenmodellen und an Ohrschneckenpräparaten durchgeführt. Modellexperimente können als richtig gelten, wenn die entsprechenden Modellgesetze eingehalten wurden. Bei Untersuchungen an Präparaten muß man nachweisen, daß durch das Ableben die Verhältnisse sich nicht wesentlich geändert haben. v. Békésy's Versuche (2, 3, 4, 5) entsprechen den beiden Forderungen. *Der wichtigste Befund lautet: Werden der Schnecke akustische Schwingungen zugeführt, so breiten sich auf der Basilarmembran Wellen aus, die ein örtliches Amplitudenmaximum durchlaufen und deren Länge mit dem Abstand vom ovalen Fenster abnimmt (v. Békésy 2). Aus dem IV. Kapitel geht hervor, daß diese Tatsachen die Hauptmerkmale der dargelegten Theorie bilden. Das Amplitudenmaximum verschiebt sich mit wachsender Frequenz von der Schneckenspitze gegen das ovale Fenster. Diese Feststellung ergibt sich sowohl aus Experimenten als auch aus der Theorie.* Die Ortsabhängigkeit dieses Maximums von der Frequenz wird in beiden Fällen praktisch durch die gleiche Kurve dargestellt; denn die vorhandenen Unterschiede befinden sich in den Fehlergrenzen der Messungen (v. Békésy 1).

v. Békésy konnte nachweisen, daß der Ort des Schwingungsmaximums bei Vergrößerung der Kanaltiefe konstant bleibt. Bei Verminderung der Kanaltiefe verschob sich das Maximum etwas gegen das ovale Fenster (v. Békésy,

1, 4). Diese Befunde werden durch Gl. 57 des vorangehenden Kapitels bestätigt, welche lautet:

$$\sqrt{\frac{c_0}{2QF_0}} R_1 e^{\frac{\beta}{2} \cdot x} + 3 \sqrt{\frac{Qc_0}{2F_0}} \cdot \omega^2 R_2 c_0 e^{\frac{3}{2} \beta x} = \frac{3}{4} \beta \quad (1)$$

Sie bestimmt den Ort der maximalen Schwingungen. In normalen Verhältnissen kann der erste Summand auf der rechten Seite, bei mittleren und hohen Frequenzen, vernachlässigt werden. Durch Verkleinerung der Kanaltiefe gewinnt er an Bedeutung, da F_0 abnimmt und R_1 stark wächst. Der zweite Summand verändert sich dabei sehr wenig. Damit Gl. 1 trotz Vergrößerung der konstanten Faktoren erfüllt bleibt, muß x kleiner gemacht werden, was eine Verschiebung des Schwingungsmaximums gegen den Schneckenanfang bedeutet. Die Vergrößerung der Kanaltiefe läßt sich mathematisch nicht ohne weiteres erfassen, da die ganze Rechnung nur für kleine Kanaltiefen gilt und daher den Einfluß des Kanalquerschnittes bei größeren Dimensionen desselben übertrieben hervortreten läßt. Es ist jedoch ersichtlich, daß im Fall einer großen Kanaltiefe gegenüber der Kanalbreite R_1 sich nur wenig verändern wird und der Einfluß von F_0 durch die Wurzel stark herabgesetzt ist. Man kann also sagen: *ein Vergrößern der Kanaltiefe über ein gewisses Maß hinaus übt praktisch keinen Einfluß auf das Schwingungsmaximum der Basilarmembran aus.*

Aus den Ausführungen bezüglich der Verminderung der Kanaltiefe folgt, daß eine Verschiebung des Schwingungsmaximums gegen das ovale Fenster ebenfalls durch Vergrößerung der Flüssigkeitsreibung (R_1) bewirkt werden kann, wie es schon Békésy (1, 4) experimentell gezeigt hat.

Innerhalb der Arbeiten von Békésy ist jedoch ein Widerspruch hervorzuheben. Er führt nämlich aus, daß bei Entfernung der Flüssigkeit aus der Scala vestibuli das Schwingungsmaximum sich *gleichfalls* in Richtung auf den Schneckenanfang verschiebt. In der gleichen Arbeit aber veröffentlicht er ein Diagramm, welches das Gegenteil zeigt (G. v. Békésy 1). Dieses Diagramm ist mit den anderen Tatsachen besser vereinbar; denn durch Entfernung der Flüssigkeit aus einer der Skalen wird die Masse pro Längeneinheit vermindert, was zur Vergrößerung der Wellenlänge und logischerweise zur Verschiebung des Schwingungsmaximums gegen das Helicotrema führt. Mathematisch erhält man diese Verhältnisse, indem man in der Gl. 1 die Ausdrücke unter den Wurzeln durch zwei dividiert. Dementsprechend muß x (Entfernung vom ovalen Fenster) etwas größer gemacht werden.

In weiteren Versuchen hat Békésy (1) fast die ganze Flüssigkeit aus dem Schneckenmodell entfernt und nur unter der Stelle der maximalen Schwingungen ein Flüssigkeitspfropfen gelassen. Dabei hat sich der Ort der maximalen Schwingungsamplitude nicht geändert. Auch die Art, auf welche der Schall dem Modell zugeführt wurde, erschien ohne Einfluß gewesen zu sein. Diese fast erstaunliche Stabilität der Schwingungsform von der Basilarmembran läßt sich leicht an Hand

der Gl. 1 erklären, die den Ort des Schwingungsmaximums bestimmt. Die letztgenannten Veränderungen der Versuchsverhältnisse treffen die „Randbedingungen“. Von diesen ist aber Gl. 1, welche nur örtliche Schneckenkonstanten enthält, unabhängig.

Ein guter Prüfstein der Theorie ist nun die durch *v. Békésy* (1, 5) gemessene Abhängigkeit der Schwingungsamplitude bestimmter Stellen der Basilarmembran von der Frequenz. Die erhaltenen Kurven, schlechthin „Resonanzkurven“ genannt, wurden bei jeweil konstanter Schwingungsampli-

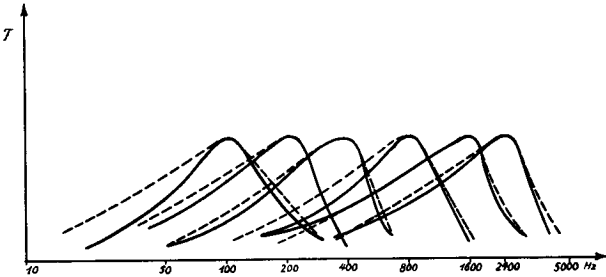


Abb. 19. Schwingungsamplitude verschiedener Stellen der Basilarmembran in Funktion der Frequenz (jede Kurve entspricht einer Stelle der Basilarmembran). Ausgezogene Linien: nach Messungen von *Békésy*; gestrichelte Linien: theoretisch berechnet.

tude der ovalen Fenstermembran ermittelt. Hieraus läßt sich folgern, daß die Druckamplitude angenähert proportional mit der Frequenz wachsen mußte (Gl. 71 des IV. Kap.). Abb. 19 zeigt den Vergleich zwischen den experimentellen Kurven (ausgezogen) und den berechneten (gestrichelt). In Anbetracht der zahlreichen mitwirkenden Faktoren, die alle mit Meßfehlern behaftet sind, und den Vereinfachungen in der Rechnung, ist die Übereinstimmung als gut zu bezeichnen.

Eine relativ weniger gute Übereinstimmung ergibt sich bei Ermittlung der Eingangsimpedanz der Schnecke. Theoretisch ergibt sie sich zu $9000 \text{ ak. Ohm cm}^2$. Sie ist frequenzunabhängig, was selbstverständlich in Wirklichkeit genau nicht zutreffen muß. Die Eingangsimpedanz ist stark von den Randbedingungen abhängig und deswegen sehr schwer zu messen. Es genügt z. B. den eigentlichen Schneckenkanälen, deren eine Wand teilweise elastisch ist, je ein kurzes Vorsatzstück mit vollständig steifen Wänden vorzuschalten und ihn gleich wie die Schnecke mit Flüssigkeit zu füllen, um die Messungen gänzlich zu verändern. Beträgt dabei die Länge der zusätzlichen Flüssigkeitssäule pro Vorsatzstück mehr als 1 mm, so wird ihr Einfluß bei höheren Frequenzen sehr bedeutend und kann schon bei 1000 Hz. einen beträchtlichen Teil der gesamten Impedanz ausmachen. Bei tiefen Frequenzen ist die Impedanzmessung nicht so empfindlich und deswegen stimmt der nach Messungen

von *v. Békésy* ermittelte Wert mit dem theoretisch berechneten approximativ gut überein (*G. v. Békésy*, 4). Ein genauer Vergleich ist jedoch nicht möglich, denn *v. Békésy* ermittelte nicht direkt die Impedanz, sondern das Verhältnis der Volumenverschiebungen der Schneckenflüssigkeit zum Druck am ovalen Fenster. Die Impedanz errechnet sich durch Umkehrung des genannten Verhältnisses, Multiplikation mit dem Betrag der Fläche des ovalen Fensters und Division durch die Schwingungskreisfrequenz.

2. Eigene Versuche.

Um das Auftreten einer phasenunabhängigen Frequenzanalyse ohne Resonanz zu beweisen, wurden Versuche mit einem Schneckenmodell durchgeführt. Dabei konnten die Bewegungen der „Modellbasilarmembran“ photographisch festgehalten werden. Als Modell diente ein Kanal mit der dreifachen Länge eines

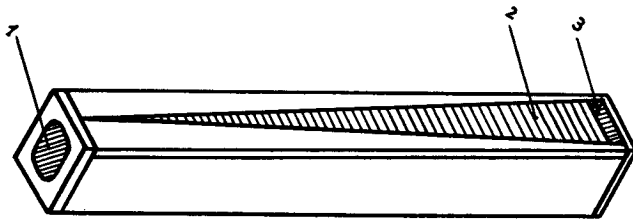


Abb. 20. Modell der halben Schnecke schematisch: 1 = Gummimembran, durch welche die Schwingungszuführung erfolgt; 2 = Modellbasilarmembran; 3 = Öffnung, das Helicotrema darstellend.

normalen Schneckenkanals. Die Deckwand des Kanals erhielt eine dreieckige Öffnung, auf der eine stark gedämpfte Gummimembran ausgespannt war (Abb. 20). Ein kleiner Teil der betreffenden Öffnung blieb ungedeckt und stellte das Helicotrema dar. Der Kanalbasis wurden nun durch eine zweite Gummimembran, mittels eines Lautsprechersystems, sinusoidale Schwingungen zugeführt. Die Registrierung der Bewegungen der Modellbasilarmembran erfolgte durch Lichtreflexion (Abb. 21). Die Reflexion erfolgte mittels einer dünnen Wasserschicht, die die Gummimembran benetzte und somit als Spiegel diente. Um die Membran mit ihrer ganzen Länge gleichzeitig zu erfassen, wurde sie durch ein hinreichend breites spaltförmiges Bündel von nahezu parallel gerichteten Strahlen beleuchtet. Die durch den Wasserfilm hervorgerufene Reflexion ließ auf der Leinwand einen entsprechenden Lichtstreifen entstehen. Bei örtlicher Ausbauchung der Modellbasilarmembran änderte sich der Einfallswinkel des Lichtes und damit die Lage des entsprechenden Teiles des Lichtstreifens auf der Leinwand. Diese Verschiebungen waren den Membranausbauchungen angenähert proportional. Bei

Schwingungen der Membran verwandelte sich der schmale Lichtstreifen zu einem Band, dessen Breite der Schwingungsamplitude entsprach. Dadurch konnten wir leicht feststellen, daß *in einem gewissen Frequenzbereich die Modellmembran immer ein örtliches Schwingungsmaximum aufwies, welches sich bei Frequenzänderungen verschob. Bei niedrigen Frequenzen befand es sich am Ende des Kanals, bei hohen an der Basis des Kanals.* Abb. 22, 23, 24 zeigen die ent-

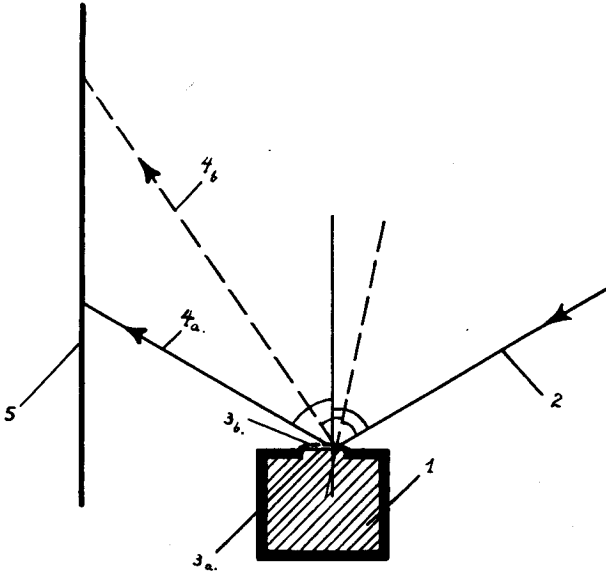


Abb. 21. Schematischer Querschnitt durch das Modell der halben Schnecke mit angedeuteter Beleuchtung: 1 = wassergefüllter Kanal; 2 = einfallendes Licht; 3_a Modellbasilarmembran in Ruhelage; 3_b = Membran ausgebaucht; 4_a = reflektiertes Licht entsprechend der ruhenden Membran; 4_b = reflektiertes Licht entsprechend der ausgebauchten Membran; 5 = Leinwand bzw. photographische Platte.

sprechenden Photographien. Eine genauere Verfolgung der Membranbewegungen konnte durch Verwendung einer stroboskopisch-synchronen Beleuchtung erzielt werden. Dabei zeigte sich, daß *an der Modellbasilarmembran fortlaufende Wellen auftreten. Hierbei nahm die Wellenlänge mit wachsendem Abstand von der Kanalbasis ab. Die Wellen erreichten an einer durch die Frequenz bestimmten Stelle die maximale Amplitude. Wir müssen hervorheben, daß dieses Schwingungsmaximum mit einem Schwingungsbauch, der nur bei stehenden Wellen vorkommt, nichts zu tun hat.* Abb. 25 zeigt die Photographie der fortlaufenden Wellen bei einer mittleren Frequenz entsprechend dem Amplitudengang von der Abb. 23. Der Vergleich der wiedergegebenen Photographien zeigt ganz deut-

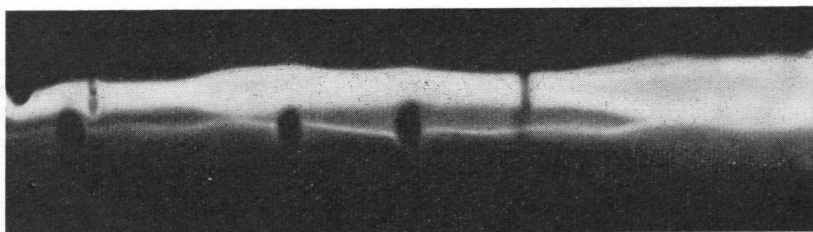


Abb. 22. Amplitudengang der Wellen an der Modellbasilarmembran bei niedrigen Frequenzen

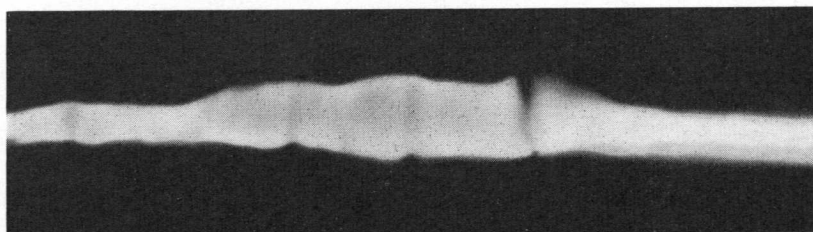


Abb. 23. Amplitudengang der Wellen an der Modellbasilarmembran bei mittleren Frequenzen

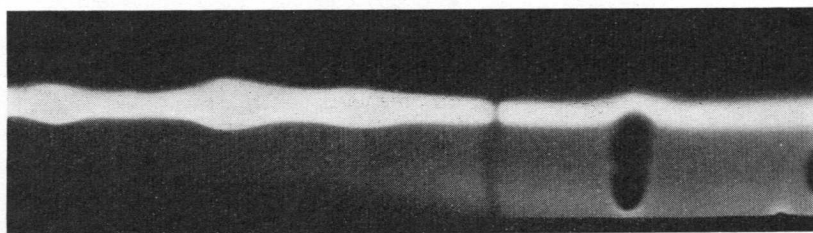


Abb. 24. Amplitudengang der Wellen an der Modellbasilarmembran bei hohen Frequenzen.



Abb. 25. Momentaufnahme der Wellen an der Modellbasilarmembran.

lich ein Verhalten der Modellmembran entsprechend der in dieser Arbeit dargestellten Theorie, wodurch noch ein Beweis für ihre Richtigkeit erbracht ist. Dagegen konnten keine Resonanzerscheinungen beobachtet werden.

3. Vergleich der Theorie mit den subjektiven Versuchen.

Nur wenige subjektive Versuche sind geeignet, um mit unserer Theorie verglichen zu werden. Bei den meisten dieser Versuche spielen die physiologischen und die psychologischen Erscheinungen eine bedeutende Rolle und erlauben keine Rückschlüsse auf physikalische Vorgänge.

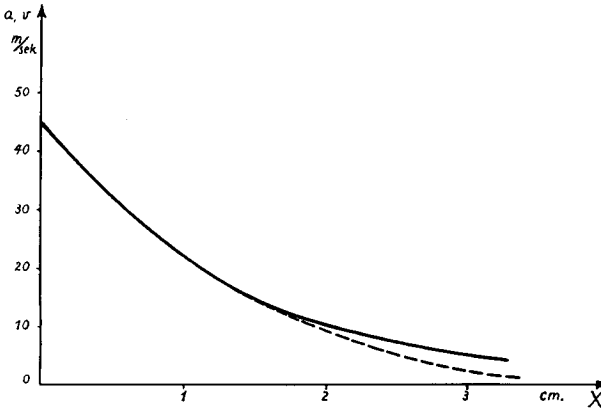


Abb. 26. Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Wellen an der Basilarmembran für Frequenzen unterhalb 1000 Hz. in Funktion der Entfernung vom ovalen Fenster. Ausgezogen = theoretisch berechnet; gestrichelt = aus den Messungen von Békésy ermittelt.

In dieser Arbeit wurde schon darauf hingewiesen, daß eine praktische aperiodische Dämpfung des Ohres sich auf verschiedene Weise feststellen läßt, und andererseits eine Klangauflösung durch das Ohr, wenigstens teilweise, auf mechanischem Weg angenommen werden muß (siehe Einleitung). Da man bis jetzt glaubte, die Klanganalyse finde durch Resonanz statt, so ergab sich ein Widerspruch. Die Frage wird jedoch restlos durch unsere Theorie beantwortet, welche besagt: eine mechanische Klangzerlegung kann ohne Resonanz und nur durch Einwirkung der Elastizität und der Dämpfung der Basilarmembran zustande kommen, dabei kann die Dämpfung aperiodisch sein.

Die Selektivität ist natürlich nicht groß, so daß eine Verfeinerung der Klanganalyse durch physiologische Vorgänge erforderlich ist. Diese Tatsache wurde schon von v. Békésy (1, 2, 5) hervorgehoben, der feststellte, daß die „Resonanzkurven“ der Basilarmembran recht flach verlaufen. Auch die subjektiven Versuche, die sich auf Ermüdungserscheinungen beziehen, zeigen,

daß die Basilmembran auf einem verhältnismäßig langen Abschnitt mit merklicher Amplitude schwingt. Einen quantitativen Vergleich (wenigstens der Größenordnung nach) der Theorie mit den subjektiven Versuchen ermöglichen die Laufzeitmessungen von *v. Békésy*, welche auf die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Wellen längs der Basilmembran schließen lassen. Bei diesen Messungen benutzte *v. Békésy* (7) die Verdeckungseffekte. Die subjektiven Versuche wurden durch objektive Bestimmungen an Präparaten bestätigt (*G. v. Békésy* 5). Abb. 26 gibt die theoretische Fortpflanzungsgeschwindigkeit (Gl. 62 des IV. Kap.) und die auf Grund der Laufzeitmessungen geschätzte (Strichlinie) als Funktion der Entfernung vom ovalen Fenster, wieder. Die beiden Kurven beziehen sich auf Frequenzen unterhalb 1000 Hz.

VI. KAPITEL

Rückschlüsse auf die Reizung der Sinneszellen.

Es ist noch nicht möglich zu entscheiden, welche physikalische Größe für die unmittelbare Reizung der im *Corti*'schen Organ enthaltenen Sinneszellen verantwortlich ist. Zwar kann man dem Buch „Hearing“ von *S. Stevens* and *H. Davis* gewisse Anhaltspunkte entnehmen, sie genügen jedoch keineswegs für eine bestimmte Aussage. Im Zusammenhang mit theoretisch physikalischen Erwägungen läßt sich das Problem etwas präziser fassen, indem es gelingt, gewisse Faktoren zu eliminieren.

Man kann von der Feststellung ausgehen, daß bei der Reizung der Sinneszellen Arbeit geleistet werden muß, die sich pro Zeiteinheit in Leistung ausdrückt. Leistung ist ganz allgemein das Produkt der Kraft und der Bewegungsgeschwindigkeit in der Krafrichtung, und es bleibt lediglich zu untersuchen, auf welche Weise die beiden Faktoren zustande kommen. Am einfachsten wäre anzunehmen, daß die in Frage kommende Kraft von den Druckschwankungen in der Perilymphe stammt. Dagegen sprechen jedoch zwei Tatsachen. Erstens haben diese Druckschwankungen die gleiche Wirkung auf das Innere des Ductus cochlearis wie ein statischer Druck, der ja keine akustischen Empfindungen auslöst. Zweitens müßte auf eine mechanische Klanganalyse verzichtet werden, das der Amplitudengang der Druckwellen in der Schnecke kein örtliches Maximum aufweist.

Die zweite Möglichkeit bilden die im Innern der häutigen Schnecke entstehenden Fliehkräfte, die in bezug auf die Basilarmembran und das *Corti*'sche Organ sich in Phase mit dem Perilymphedruck befinden. Diese Kräfte sind dem Quadrat der Frequenz proportional, wodurch der Verlauf der Hörschwelle von 100 bis 1000 Hz. sich erklären ließe. (*S. Stevens* and *H. Davis*). Nach den Messungen von *Békésy* (1, 4) sind die Volumenverschiebungen der runden Fenstermembran bei konstanter Druckamplitude am Trommelfell im Frequenzbereich von 100 bis etwa 3000 Hz. konstant. Damit werden auch die Ausbauchungen der Basilarmembran ungefähr gleich bleiben. Die „Nervenleitung“ ist nach *Stevens* and *Davis* bis ca. 1000 Hz. gleich gut, so daß bei Konstanz anderer Faktoren, ein waagrechter Verlauf der Hörschwelle folgen würde. In Wirklichkeit nimmt sie zwischen 100 und 1000 Hz. um 40 db. ab; liegt also bei 1000 Hz. 100 Mal tiefer. Die gleiche Zahl erhält man für die Zunahme der Fliehkraft; denn bei einer zehnmaligen Frequenzsteigerung wächst sie 100 Mal. Die genaue Übereinstimmung zwischen den beiden Tatsachen ist auffallend. Von 1000 Hz. bis 3000 Hz. nimmt die Hörschwelle nur

wenig zu. Diese Verflachung ihres Verlaufes kann durch physiologische Erscheinungen in den Nervenendigungen und in den Nerven selbst erklärt werden. Oberhalb 3000 Hz. steigt die Hörschwelle zuerst langsam, dann von 5000 Hz. ab steiler an. Diese Erscheinung kann erklärt werden, trotz der Annahme, daß die Fliehkräfte, die im Ductus cochlearis entstehen, für die Reizung der Sinneszellen maßgebend sind. Sie stellen nämlich den einzigen Faktor dar, der mit wachsender Frequenz zunimmt. Alle anderen zeigen ein entgegengesetztes Verhalten. Die Amplitude der Stapes-Schwingungen und damit der Basilarmembran-Bewegungen wird oberhalb 3000 Hz. etwa proportional dem umgekehrten Quadrat der Frequenz abnehmen; denn für hohe Frequenzen nähert sich die Impedanz des Ohres derjenigen einer Masse. Bei Voraussetzung einer Proportionalität zwischen den Nervenreizen und den auftretenden elektrischen Spannungen, die im Buch „Hearing“ von S. Stevens and H. Davis beschrieben sind, würde sich die „Nervenleitfähigkeit“ oberhalb 1000 Hz. im Durchschnitt umgekehrt proportional wie die Frequenz verhalten. Nimmt man die drei erwähnten Faktoren als bestimmend an, so folgt oberhalb 3000 Hz. ein frequenzproportionaler Anstieg der Hörschwelle, was tatsächlich im Bereich von 3000 bis 10 000 Hz. im Durchschnitt zutrifft.

Es bleibt noch die zweite für die bei der Reizung der Sinneszellen zu leistende Arbeit notwendige Größe zu besprechen. Sie wird durch gegenseitige Verschiebung der Teile des Ductus cochlearis gebildet. Solche Verschiebungen können infolge der Bauart des Ductus cochlearis nur sehr klein sein und sind als virtuell zu betrachten.

Wir sehen keine andere Möglichkeit für die Reizung der Sinneszellen, so daß die Ausführungen dieses Kapitels uns zur folgenden Schlußfolgerung führen: *die Reizung der Sinneszellen entsteht durch die Wirkung der Massenkkräfte*. Vermutlich handelt es sich dabei um eine Wechselwirkung zwischen dem Corti'schen Organ und der Corti'schen Membran, unter Vermittlung der Sinneshaare. Die Sinneshaare würden in diesem Fall durch ihre Feinheit eine gewaltige Drucksteigerung verursachen, da alle Kräfte sich auf einem geringen Querschnitt konzentrieren müßten. Dadurch würde sich die erstaunliche Empfindlichkeit des Ohres besser erklären lassen.

Zusammenfassung

Auf Grund anatomischer Angaben werden die allgemeinen Bedingungen der Schwingungsausbreitung in der Ohrschnecke beschrieben. Das Problem erweist sich als *vorwiegend hydrodynamischer* Natur. Es zeigt eine große Ähnlichkeit mit demjenigen der Oberflächenwellen, die an einer Grenzschicht zwischen zwei Flüssigkeiten entstehen. Der Unterschied besteht in den Eigenschaften der Oberfläche, die im Fall der Schnecke durch den Ductus cochlearis dargestellt wird. Im Gegensatz zu einer idealen Grenzschicht, in welcher nur kapillare Kräfte mit elastischem Charakter auftreten, ist der Ductus cochlearis mit Masse und Dämpfung behaftet. Dazu ist seine Elastizität örtlich variabel, was den Schwingungsvorgängen in der Schnecke ihren spezifischen Charakter verleiht.

Unter Voraussetzung langer Wellen, die auf Grund der Versuche von G. v. Békésy angenommen werden können, gelingt die Ableitung einer dynamischen Differentialgleichung, welche alle für den Schwingungsvorgang maßgebenden Faktoren enthält. Diese umfassen: die Dichte der Perilymphe und ihre Viskosität, die Kanalabmessungen und die Impedanz des Ductus cochlearis. *Die erwähnte Schneckendifferentialgleichung ist von der Kanalform und dem zeitlichen Verlauf der Schwingungen unabhängig.*

Die nähere Beschreibung der dynamischen Verhältnisse macht die Bestimmung der Impedanz des Ductus cochlearis erforderlich. Dabei folgen die Elastizität und die Dämpfung aus den durch v. Békésy durchgeführten Versuche. Die Masse wird auf Grund der anatomischen Angaben berechnet. Während die Dämpfung und die Masse auf der ganzen Kanallänge als konstant gelten können, nimmt die Elastizität mit wachsender Entfernung von der Schneckenbasis rasch ab.

Auf Grund der bekannten Experimente und der abgeleiteten Schneckendifferentialgleichung erfolgt eine kritische Besprechung der vorhandenen „Hörtheorien“. Es stellt sich dabei heraus, daß keine von ihnen als hinreichend bezeichnet werden kann.

Die näherungsweise Lösung der Schneckendifferentialgleichung führt zu einem mit den bekannten Versuchen prinzipiell übereinstimmenden Resultat. *Danach pflanzen sich in der Schnecke Wellen fort, deren Amplitude und Wellenlänge sich stetig verhalten. Es entsteht dabei ein einziges örtliches Schwingungsmaximum. Dazu ist weder eine Wellenreflexion noch eine Resonanz innerhalb des Ductus cochlearis erforderlich. Das Maximum wird durch die Zusammenwirkung der örtlich variablen Nachgiebigkeit der Basilarmembran und ihrer Dämpfung verursacht. Es befindet sich an einer Stelle wo die Impedanz des Ductus cochlearis*

elastischen Charakter besitzt und kann wegen der vorhandenen Dämpfung nicht auf die Resonanzstelle entfallen. Die Masse des Ductus cochlearis spielt eine so kleine Rolle, daß man sie mit Berechtigung vernachlässigen kann.

Die Weglassung der Masse und Einführung der übrigen Impedanzgrößen erlaubt eine nahezu genaue Lösung der Schneckendifferentialgleichung. Die numerische Rechnung führt zu Ergebnissen, welche den experimentellen Befunden sowohl qualitativ wie quantitativ entsprechen.

Wesentlich ist das Entstehen eines flachen örtlichen Schwingungsmaximums, das sich mit wachsender Frequenz von der Schneckenspitze gegen ihre Basis verschiebt und eine grobe Frequenzauflösung ermöglicht. Eine Verfeinerung der Frequenzanalyse im nervösen Apparat erscheint dabei erforderlich.

Die berechnete hohe Eingangsimpedanz der Schnecke macht den komplizierten Mechanismus des Mittelohres verständlich.

Die theoretische Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Wellen in der Schnecke erreicht 45 m/sek. beim ovalen Fenster und nimmt mit wachsendem Abstand von ihm rasch ab.

Die durch *v. Békésy* festgestellten Wirbel, welche am Ort maximaler Schwingungen entstehen, werden mathematisch begründet. Sie sind auf quadratische Glieder der hydrodynamischen Gleichungen zurückzuführen, welche bei den in der Akustik auftretenden Amplituden kleine Größen zweiter Ordnung darstellen. *Dementsprechend sind die Wirbel als eine sekundäre Erscheinung zu betrachten, die auf die übrigen Vorgänge keinen nennenswerten Einfluß hat.*

Eine kurze Erwägung darüber, welche mechanische Faktoren für die Reizung der Sinneszellen in Frage kommen, führt zur Hervorhebung der im Ductus cochlearis entstehenden Massenkräfte.

Résumé

Les conditions générales dans lesquelles les vibrations acoustiques se propagent dans le limaçon auditif sont analysées tout d'abord sur la base de données anatomiques. Le problème relève du domaine de l'hydrodynamique et plus précisément de celui des ondes se propageant à la surface limite entre deux liquides. L'analogie n'est toutefois pas parfaite, ce qui est dû à la nature de la surface limite formée dans ce cas par le canal cochléaire. Sur une surface liquide idéale on n'a à faire qu'à des forces capillaires. Le canal cochléaire, doué par contre d'une certaine inertie, est le siège de forces de friction. D'autre part, sa rigidité diminuant rapidement vers le sommet du limaçon, cela confère aux phénomènes acoustiques de l'oreille interne un caractère spécifique.

Une équation différentielle dynamique du limaçon peut être établie en supposant des ondes suffisamment longues, ce qui paraît justifié par les expériences de *G. v. Békésy*. Cette équation contient tous les facteurs importants pour la propagation des oscillations, c'est-à-dire: la densité et la viscosité de

la perilymphe, les dimensions des deux rampes et l'impédance du canal cochléaire. L'équation différentielle en question ne dépend ni de la forme des canaux, ni du caractère des vibrations.

Pour donner une description plus précise des conditions dynamiques, il faut tout d'abord déterminer l'impédance du canal cochléaire. On a calculé pour cela l'élasticité et la résistance de friction sur la base des expériences de *v. Békésy*. L'inertie peut être établie à partir des données anatomiques. La résistance de friction, comme l'inertie peut être considérée approximativement comme une constante sur toute la longueur du canal, tandis que l'élasticité diminue rapidement à mesure qu'on s'éloigne de la fenêtre ovale.

L'équation différentielle décrite plus haut est utilisée à la lumière des travaux expérimentaux antérieurs pour établir une critique des „théories auditives“ classiques qui se révèlent actuellement insuffisantes.

La solution approchée de l'équation différentielle du limaçon correspond aux données expérimentales connues. Elle permet de décrire de la façon suivante les phénomènes acoustiques de la cochlée: les vibrations se propagent le long des rampes sous forme d'ondes, dont la longueur et l'amplitude varient d'une manière continue. En un certain endroit les oscillations atteignent leur maximum. Ce dernier n'est dû ni à une résonance, ni à la réflexion des ondes, mais uniquement à l'action combinée de la résistance de friction et de la rigidité de la membrane basilaire. Il se trouve exclusivement dans la zone du canal cochléaire où l'élasticité est un facteur prédominant de l'impédance. Il ne pourrait coïncider avec le lieu de résonance qu'au cas où le frottement serait nul, ce qui est contraire aux faits. Comme l'inertie du canal cochléaire est un facteur secondaire, on peut en faire abstraction dans les calculs.

En éliminant le facteur inertie et en introduisant dans l'équation différentielle du limaçon la formule détaillée de l'impédance du canal cochléaire, on peut trouver une solution à peu près exacte de cette équation. Le calcul numérique donne des résultats qui concordent qualitativement et quantitativement avec les données expérimentales.

Ce qui est important c'est la formation d'un maximum de vibrations en un lieu du canal cochléaire déterminé par la fréquence du ton et se déplaçant vers l'hélicotréma à mesure que la fréquence augmente. Ce phénomène explique l'analyse mécanique des sons, qui est affinée ensuite par l'action du système nerveux.

Le calcul de l'impédance du limaçon auditif donne une valeur élevée qui fait comprendre la nécessité de l'appareil compliqué de l'oreille moyenne.

La vitesse théorique de propagation des ondes dans le limaçon atteint 45 m/sec. à proximité de la fenêtre ovale et diminue rapidement à mesure qu'on s'en éloigne.

Les tourbillons constatés par *v. Békésy* à l'endroit des vibrations maximales se laissent expliquer théoriquement. Ils sont en rapport avec les membres quadratiques des équations hydrodynamiques. Ces membres pouvant être considérés dans les phénomènes acoustiques comme des grandeurs petites au

second degré, aucun rôle important ne saurait être attribué aux tourbillons se formant dans le limaçon.

Une analyse sommaire des facteurs mécaniques pouvant concourir à l'irritation des cellules sensorielles de l'organe de Corti montre le rôle prépondérant des forces d'inertie à l'intérieur du canal cochléaire.

Summary

The general conditions for the propagation of vibrations in the cochlea of the ear are described on the basis of anatomical data. The problem is shown to be of a *predominantly hydrodynamic* nature. It exhibits a great similarity to that of surface waves arising at the interface between two liquids. The difference lies in the properties of the surface, which, in the case of the cochlea, is represented by the ductus cochlearis. In contrast to an ideal interface, in which only capillary forces with an elastic character are concerned, the ductus cochlearis possesses both mass and damping. In addition, its elasticity is subject to local variations, a fact which is responsible for the specific character of vibrations occurring in the cochlea.

On condition that the waves are long, as may be assumed on the basis of the experiments of *G. v. Békésy*, it is possible to deduce a dynamic differential equation containing all the factors which influence the process of vibration. These include: the density of the perilymph and its viscosity, the dimensions of the canal and the impedance of the ductus cochlearis. *The above mentioned differential equation is independent of the shape of the canal and the course of the vibrations with respect to time.*

For a more detailed description of the dynamic relationships, the determination of the impedance of the ductus cochlearis is necessary. The elasticity and the damping then follow from the experiments carried out by *v. Békésy*. The mass is calculated from the anatomical data. While the damping and the mass can be regarded as constant for the entire length of the canal, the elasticity diminishes rapidly as the distance from the base of the cochlea increases.

On the basis of the known experiments and the differential equation deduced for the cochlea, the existing „theories of hearing“ are subjected to a critical discussion. From this it follows that none of these theories can be regarded as adequate.

An approximate solution of the differential equation of the cochlea leads to a result which is in fundamental agreement with the known experiments. *It shows that the amplitude and wave-length of the waves which are propagated in the cochlea change without discontinuity. A single local vibration maximum is produced. This requires neither wave reflection nor resonance within the ductus cochlearis. The maximum is caused by the combined effects of the flexibility of the basilar membrane and its damping. It occurs at a point where the impedance of the ductus cochlearis possesses an elastic character and, on account of the presence of*

damping, cannot arise at the point of resonance. The mass of the ductus cochlearis plays such a small part that one is justified in neglecting it.

The omission of the mass and the introduction of the remaining impedance magnitudes, enable a nearly exact solution of the differential equation of the cochlea to be made. The numerical calculation leads to results which correspond both qualitatively and quantitatively with the experimental findings.

What is important is the occurrence of a flat local vibration maximum which increasing frequency, becomes displaced from the apex of the cochlea towards its base and makes possible a rough resolution of the frequencies. It therefore appears necessary that there should be a finer frequency analysis in the nervous apparatus.

The high impedance calculated for the entrance to the cochlea enables the complicated mechanism of the middle ear to be understood.

The theoretical velocity of propagation of the waves in the cochlea reaches 45 m/sec at the oval window and decreases rapidly as the distance from it increases.

The eddies which, as demonstrated by *v. Békésy*, occur at the place of maximum vibration, are shown to have a mathematical foundation. They are to be attributed to quadratic terms in the hydrodynamic equations, which, at the amplitudes occurring in acoustics, represent small magnitudes of the second order. *Accordingly, the eddies are to be regarded as a secondary phenomenon having no note-worthy influence upon the other processes.*

A brief consideration of the mechanical factors which lead to stimulation of the sensory cells, lead to attention being drawn to the forces of mass arising in the ductus cochlearis.

Lebenslauf

Am 19. März 1922 wurde ich in Lemberg, Polen, geboren. Von 1929 bis 1935 besuchte ich die Primarschule in Warschau und durchlief anschließend das Privat-Gymnasium in Rydzyna bei Posen. Mein Studium wurde in der letzten Klasse durch den Krieg unterbrochen. Ich mußte auswandern und meine Studien in der Schweiz weiter verfolgen. Nach bestandener Prüfung an der Eidg. Techn. Hochschule in Zürich studierte ich Elektrotechnik. Im Jahre 1944 bestand ich die Diplom-Prüfung. Seither bin ich als wissenschaftlicher Assistent von Herrn Prof. Dr. E. Lüscher und Leiter des akustischen Laboratoriums an der Universitätsklinik für Ohren-, Nasen- und Halskrankheiten in Basel tätig.

LITERATURVERZEICHNIS

- G. v. Békésy: 1. Acta Oto-Laryng. 32, S. 60, 1944. 2. Physik. Ztschr. 29, S. 793, 1928
3. Akust. Ztschr. 6, S. 265, 1941. 4. Akust. Ztschr. 7, S. 173, 1942. 5. Akust. Ztschr. 8
S. 66, 1943. 6. Akust. Ztschr. 6, S. 1, 1941. 7. Physik. Ztschr. 34, S. 577, 1933.
- C. v. Eicken, Vers. d. Deutsch. otol. Ges. Basel, 1909, und Frankfurt, 1911.
- R. Ewald, Eine neue Hörtheorie, Bonn, 1899.
- H. Fletcher, Speech and Hearing, London, 1936.
- H. Helmholtz, Die Lehre von den Tonempfindungen, Braunschweig, 1877.
- H. Hoessli, Ztschr. f. Ohrenheilkunde, Bd. 64, S. 101, 1912.
- E. Jahnke and F. Emde, Tables of Functions, 4. Edition, New York, 1945.
- H. Jung, Akust. Ztschr. 5, S. 268, 1940.
- H. Lamb, Lehrbuch der Hydrodynamik, deutsch von J. Friedel, Leipzig, 1907.
- E. Lüscher, Acta Oto-Laryng. 23, S. 264, 1936.
- E. Lüscher und J. Zwistocki, Experientia 1, 231, 1945.
- H. Marx, Ztschr. f. Ohrenheilkunde Bd. 59, S. 333, 1909.
- W. Nagel, Handbuch der Physiologie Bd. 3, Braunschweig, 1095.
- O. F. Ranke: 1. Die Gleichrichter-Resonanztheorie, München, 1931. 2. Ergebn. d. Physiol. 37
S. 12, 1935. 3. Akust. Ztschr. 7, S. 1, 1942.
- J. W. S. Rayleigh, Theorie des Schalles, Braunschweig, 1880.
- J. A. Reboul, Journal de Physique 7, S. 185, 1938.
- L. Rüedi und W. Furrer, Das akustische Trauma, Basel, 1947.
- G. Schwalbe, Anatomie des Ohres, Erlangen, 1887.
- F. Siebenmann und U. Yoshii, Vers. d. Deutsch. otol. Ges. Heidelberg, 1908.
- S. Stevens and H. Davis, Hearing, New York, 1938.
- J. Tröger, Physik. Ztschr. 31, S. 26, 1930.
- A. Tumarkin, J. Laryng. a. Otol. 60, S. 337, 1945.
- W. Türk, Akust. Ztschr. 5, S. 129, 1940.
- E. Waetzmann, „Hörtheorien“, Bethes Handbuch der normalen patholog. Physiologie, Bd. XI.
S. 667, 1926.
- K. Wittmaak, Ztschr. f. Ohrenheilkunde, Bd. 54, S. 37, 1907.
- U. Yoshii, Ztschr. f. Ohrenheilkunde, Bd. 58, S. 201, 1909.